



Уральский
федеральный
университет

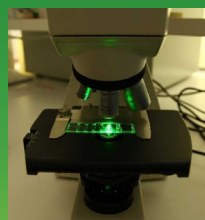
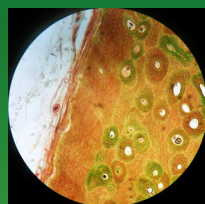
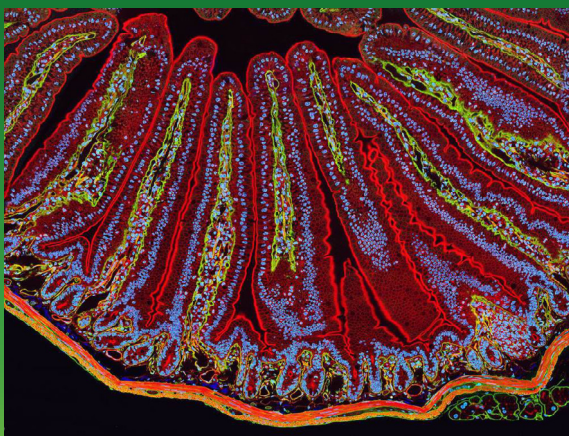
имени первого Президента
России Б.Н.Ельцина

Институт естественных наук
и математики

**В. А. МИЩЕНКО
И. М. ПЕТРОВА
С. Ю. МЕДВЕДЕВА**

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
УРАЛЬСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ ПЕРВОГО ПРЕЗИДЕНТА РОССИИ Б. Н. ЕЛЬЦИНА

В. А. Мищенко, И. М. Петрова, С. Ю. Медведева

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие

Рекомендовано методическим советом УрФУ
для студентов, обучающихся по программе бакалавриата
по направлениям подготовки 06.03.01 «Биология»,
05.03.06 «Экология и природопользование»

Екатеринбург
Издательство Уральского университета
2017

УДК 611.018(07)
М717

Рецензенты:

кафедра медицинской биологии и генетики
Уральского государственного медицинского университета
Министерства здравоохранения Российской Федерации
(заведующий кафедрой доктор медицинских наук,
профессор О. Г. Макеев);
О. Ю. Береснева, кандидат биологических наук,
доцент кафедры гистологии
Уральского государственного медицинского университета
Министерства здравоохранения Российской Федерации

**Под общей редакцией
В. А. Мищенко**

Мищенко, В. А.

М717 Общая гистология : учеб.-метод. пособие / В. А. Мищенко,
И. М. Петрова, С. Ю. Медведева ; [под общ. ред. В. А. Мищенко] ;
М-во образования и науки Рос. Федерации, Урал. федер. ун-т. —
Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2017. — 84 с.

ISBN 978-5-7996-2196-4

Учебно-методическое пособие представляет собой руководство для лабораторных занятий по гистологии и предназначено для работы студентов с гистологическими микропрепаратами на практических занятиях. Кроме описаний основных гистопрепаратов, демонстрирующих микроскопическое строение клеток, тканей и органов животных, в пособие включен теоретический блок о закономерностях их структурной организации. Даны практические задания и экзаменационные вопросы для активизации самостоятельной работы студентов и успешного усвоения ими учебного материала.

Рекомендуется студентам для самостоятельной работы во время изучения дисциплин «Гистология», «Частная гистология», «Биология индивидуального развития».

УДК 611.018(07)

На обложке:

ворсинки тонкого кишечника мыши (флуоресцентная микроскопия);
берцовая кость человека в поперечном разрезе

ISBN 978-5-7996-2196-4

© Уральский федеральный университет, 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
1. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ	5
<i>Лабораторное занятие 1. Общая характеристика эпителиальных тканей. Классификация. Однослойные эпителии</i>	<i>5</i>
<i>Лабораторное занятие 2. Многослойные эпителии.....</i>	<i>12</i>
<i>Лабораторное занятие 3. Железистые эпителии (классификация и типы секреции)</i>	<i>15</i>
2. СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	
<i>Лабораторное занятие 4. Общая характеристика и классификация соединительных тканей. Система крови</i>	<i>20</i>
<i>Лабораторное занятие 5. Рыхлая и плотная неоформленные соединительные ткани</i>	<i>33</i>
<i>Лабораторное занятие 6. Соединительные ткани со специальными свойствами.....</i>	<i>39</i>
<i>Лабораторное занятие 7. Плотная оформленная соединительная ткань</i>	<i>43</i>
<i>Лабораторное занятие 8. Скелетные соединительные ткани. Хрящевые ткани</i>	<i>46</i>
<i>Лабораторное занятие 9. Скелетные соединительные ткани. Характеристика и строение костных тканей</i>	<i>52</i>
<i>Лабораторное занятие 10. Остеогистогенез.....</i>	<i>59</i>
3. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ.....	65
<i>Лабораторное занятие 11. Общие морфофункциональные характеристики и классификация мышечных тканей.....</i>	<i>65</i>
4. НЕРВНАЯ ТКАНЬ.....	80
<i>Лабораторное занятие 12. Общая характеристика и классификация нервной ткани. Строение нервных волокон.....</i>	<i>80</i>
Примерный перечень вопросов к экзамену/зачету	93
Список использованной литературы	95

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебно-методическое пособие «Общая гистология» разработано сотрудниками кафедры физиологии человека и животных департамента «Биологический факультет» и предназначено для проведения лабораторно-практических занятий по дисциплине «Гистология» у студентов 2–3 курсов.

Руководство к лабораторным занятиям составлено согласно действующему федеральному государственному образовательному стандарту и рабочей программе по учебной дисциплине «Гистология». Пособие снабжено рисунками и схемами, что способствует изложению всего основного объема материала курса, включая эмбриональное происхождение, строение и функции органов и систем, а также облегчает восприятие структурной организации изучаемых объектов.

В учебном пособии материал по каждой теме предваряется изложением теоретических предпосылок, которые дают объяснение как гистологических, так и физиологических особенностей клеток и тканей, их строения и функций, что позволяет с максимальной полнотой изучить микроскопические препараты, составляющие основу практического курса.

Конечно, представленные материалы не являются заменой лекционного курса и основных существующих учебников, но могут быть полезны как дополнение на начальных этапах изучения гистологии, для подготовки к экзаменам и зачетам, для повторения материала по предмету при изучении последующих дисциплин образовательной программы, а также использоваться как справочный материал. Несмотря на краткость изложения, пособие отражает современные представления о гистологии органов и систем животных и человека.

Коллектив авторов надеется, что данное издание будет полезно студентам при изучении сложной, но очень интересной и необходимой дисциплины — гистологии.

1. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Лабораторное занятие 1

Общая характеристика эпителиальных тканей. Классификация. Однослойные эпителии

Эпителий, или эпителиальная ткань — клеточный слой, выстилающий поверхности (кожный эпидермис) и полости тела, а также слизистые оболочки внутренних органов (пищеварительной, дыхательной, мочеполовой систем и др.); кроме того, он образует большинство желез организма.

Характерные особенности:

— поверхностные эпителиальные ткани образуют клеточные пласты, расположенные на базальных мембранах, или клеточные тяжи в соединительной ткани;

— в эпителиях практически отсутствует межклеточное вещество, клетки соединены при помощи плотных межклеточных контактов;

— в эпителиальных пластах нет кровеносных сосудов, питание осуществляется путем диффузии из соединительной ткани через базальную мембрану;

— для эпителиев характерна полярность клеток (в них различимы апикальный и базальный полюса) и полярность (*анизоморфия*) клеточных пластов (*вертикальная* и *горизонтальная*);

— эпителиям свойственна высокая способность к физиологической и репаративной регенерации.

Функции: разграничительная (барьерная); защитная; всасывающая; секреторная; выделительная; осморегуляторная; сенсорная.

Среди эпителиальных тканей выделяют два основных типа — покровные и железистые. Классификация покровных эпителиев дана на рис. 1.



Рис. 1. Классификация покровных эпителиальных тканей¹

Рассмотрим *однослойные эпителии*.

Среди *однослойных плоских эпителиев* выделяют две разновидности — эндотелий и мезотелий.

Эндотелий образует внутреннюю выстилку кровеносных, лимфатических сосудов, полостей сердца. Эндотелиоциты плоские, бедны органеллами и образуют эндотелиальный пласт. Для клеток характерен усиленный обмен веществ.

Выстилка серозных оболочек — *мезотелий* — состоит из плоских полигональной формы клеток, связанных между собой неровными краями. Клетки одноядерные, редко встречаются двоядерные; ядро уплощенное (рис. 2, 3). Данный тип эпителия хорошо восстанавливается за счёт митоза.

¹ См.: Афанасьев Ю. И. Гистология, эмбриология, цитология. М., 2012. С. 123.

Препарат 1. Мезотелий сальника кролика (вид сверху)
(рис. 2)

Задание. Зарисовать несколько клеток и отметить на рисунке: (1) мембрану мезотелиоцита (большое количество выступов); (2) одноядерный мезотелиоцит; (3) двуядерный мезотелиоцит.

Препарат 2. Легкое кошки (рис. 3)

Задание. Зарисовать участок препарата с однослойным плоским эпителием. Отметить на рисунке: (1) базальную мембрану; (2) однослойный эпителий, выстилающий плевру лёгкого; (3) альвеолы лёгкого.

Однослойный кубический эпителий состоит из пласта многогранных клеток, которые на гистологических срезах выглядят кубическими. По высоте и ширине клетки кубического эпителия чаще всего примерно одинаковы. В центре клетки располагается округлое ядро. Встречается в дистальных частях почечных канальцев (имеет базальную исчерченность), фолликулах щитовидной железы, мелких протоках поджелудочной железы и печени и т. д.

Однослойный цилиндрический (призматический) эпителий встречается в органах среднего отдела пищеварительного канала, пищеварительных железах и половых путях. Представляет собой пласт клеток цилиндрической формы, расположенных на базальной мембране в один слой. Высота эпителиоцитов больше их ширины, и все они имеют одинаковую форму, поэтому ядра их лежат на одном уровне, в один ряд. В почечных канальцах представлен низким и высоким призматическим эпителием (рис 4, 5).

В органах, где постоянно и интенсивно совершаются процессы всасывания, *каемчатый эпителий* (разновидность призматического эпителия) состоит из клеток имеющих всасывающую каемку, которая состоит из большого числа хорошо развитых микроворсинок. Например, в эпителии кишечника преобладают каёмчатые клетки — *энтероциты* — с многочисленными микроворсинками (рис. 6).

Слизистую желудка выстилает специализированный цилиндрический эпителий — *однослойный железистый эпителий*. Он вырабатывает и выделяет слизистый секрет (бикарбонаты), который образует защитный слой.

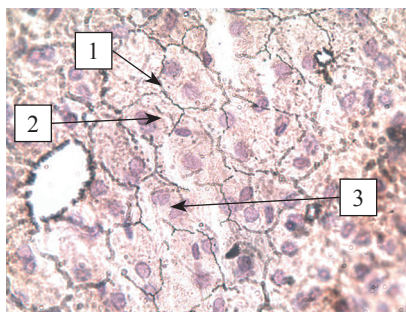


Рис. 2. Мезотелий сальника кролика (объектив $\times 40$)

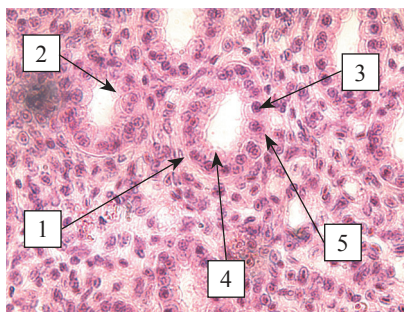


Рис. 4. Низкий призматический эпителий почки кролика (объектив $\times 40$)

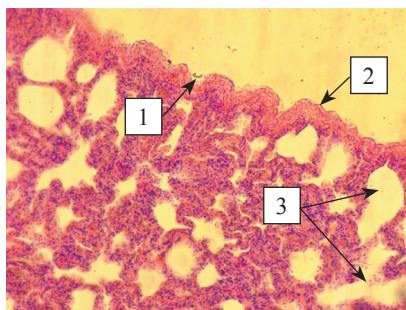


Рис. 3. Легкое кошки (объектив $\times 40$)

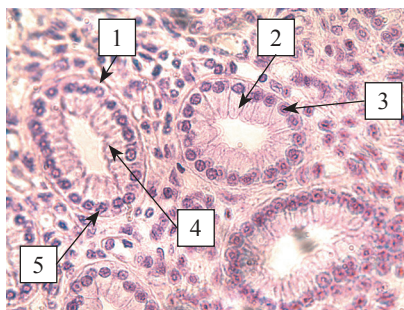


Рис. 5. Высокий призматический эпителий почки кролика (объектив $\times 40$)

Препарат 3. Низкий призматический эпителий (рис. 4)

Задание. Зарисовать несколько канальцев и отметить на рисунке: (1) базальную мембрану; (2) эпителиоцит; (3) ядро эпителиоцита; (4) апикальную часть клетки; (5) базальную часть клетки.

Препарат 4. Высокий призматический эпителий (рис. 5)

Задание. Зарисовать несколько канальцев и отметить на рисунке: (1) базальную мембрану; (2) эпителиоцит; (3) ядро эпителиоцита; (4) апикальную часть клетки; (5) базальную часть клетки.

Препарат 5. Тонкая кишка (рис. 6)

Задание. Зарисовать участки эпителиальной выстилки ворсинки с каёмчатым эпителием. Обозначить: (1) цилиндрические клетки (энтероциты); (2) щеточную каёмку на апикальной поверхности клеток; (3) базальную мембрану.

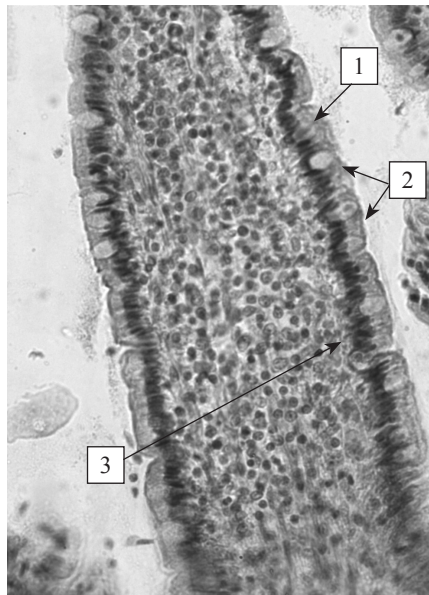


Рис. 6. Тонкая кишка щенка (объектив $\times 40$)

Однослойный многоядный мерцательный (реснитчатый) эпителий выстилает воздухоносные пути, происходит из энтодермы кишечной трубки. Клетки располагаются пластом, но имеют разную высоту, и ядра располагаются на разных уровнях, что создаёт впечатление многослойности (рис. 7). Под базальной мембраной лежит рыхлая соединительная ткань с кровеносными сосудами, а эпителиальный пласт сложен преимущественно реснитчатыми клетками. На верхушке располагаются мерцательные реснички, погруженные в слизь. Можно обнаружить крупные бокаловидные клетки, являющиеся одноклеточными железами (вырабатывают слизистый секрет).

Препарат 6. Многорядный, или псевдомногослойный эпителий (рис. 7)

З а д а н и е. Изучить детали препарата на большом увеличении, с последующей зарисовкой. Отметить на рисунке (1) слой ресничек мерцательных клеток; (2) мерцательную клетку; (3) ядро мерцательной клетки; (4) бокаловидную клетку, заполненную слизистым секретом; (5) высокую вставочную клетку (относится к камбиальным клеткам); (6) низкую вставочную клетку (относится к камбиальным клеткам); (7) базальную мембрану; (8) рыхлую соединительную ткань.

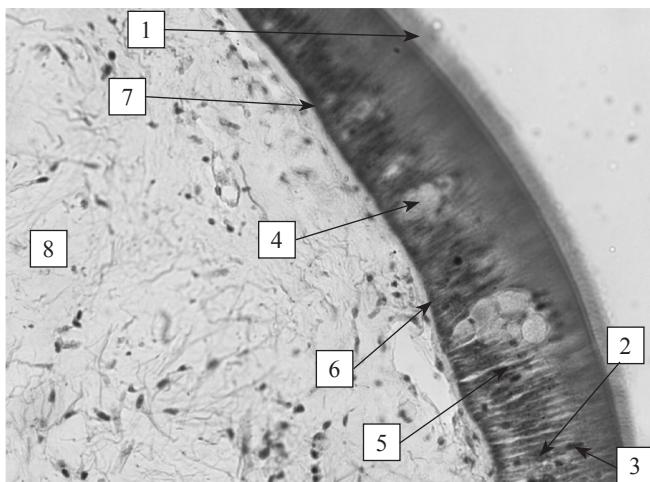


Рис. 7. Мерцательный эпителий кишечника беззубки (объектив $\times 40$)

Наряду с морфологической, существует классификация эпителия в зависимости от происхождения из эмбриональных зачатков (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Гистогенетическая классификация (по Н. Г. Хлопину)

Генетический тип	Представители
Эпидермальный (развивается из экто- дермы и прехордальной пластинки)	Эпителий кожных покровов и его производные, роговицы глаза, среднего уха; эпителий ротовой полости, глотки, пищевода, дыхательной системы и прямой кишки; эпителии влагалища, семявыносящих, мочевыводящих путей
Энтеродермальный (из энтодермы)	Эпителии желудка, тонкого и толстого кишечника, паренхимы печени и поджелудочной железы
Целонефродермальный (из стенок целома)	Мезотелий серозных оболочек; эпителии коры надпочечников, гонад, половых путей, органов выделения
Ангиодермальный (из мезенхимы)	Эндотелий сосудов; эпителий, выстилающий переднюю камеру глаза, барабанную и вестибулярную лестницы внутреннего уха
Эпендимоглиальный (из нервной пластинки)	Выстилка полостей центральной нервной системы, периневрального пространства, пигментный эпителий сетчатки глаза и беспигментный эпителий ресничного тела

Лабораторное занятие 2

Многослойные эпителии

Многослойный плоский неороговевающий эпителий выстилает роговицу, передний отдел и участок анального отдела пищеварительного канала, влагалище. Клетки формируют несколько выраженных слоев (рис. 8).

Препарат 1. Многослойный плоский неороговевающий эпителий (рис. 8).

З а д а н и е. Изучить препарат, зарисовать часть эпителиального пласта, отметить на рисунке: (1) рыхлую соединительную ткань; (2) базальную мембрану; (3) базальный слой (только клетки этого слоя связаны с базальной мембраной, 1 ряд клеток); (4) шиповатый слой (несколько рядов); (5) слой плоских клеток (два-три ряда клеток).

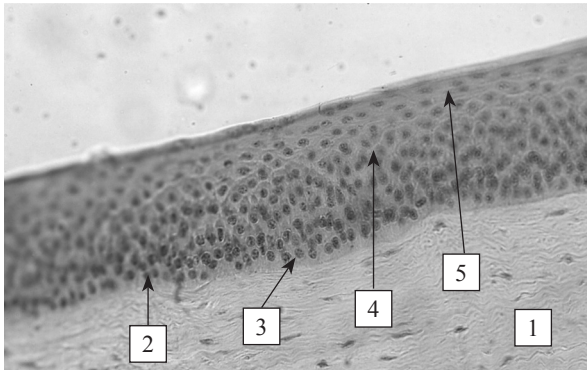


Рис. 8. Роговица коровы (объектив $\times 40$)

Многослойный плоский ороговевающий эпителий выстилает кожные покровы. В толстой коже, испытывающей постоянную нагрузку (ладонные поверхности, пяточные области), эпидермис содержит пять слоев (рис. 9):

— *базальный* — содержит стволовые, дифференцированные цилиндрические и пигментные клетки (пигментоциты);

— *шиповатый* — содержит полигональные клетки, синтезирующие тонофибриллы;

— *зернистый* — клетки меняют форму на ромбовидную, тонофибриллы распадаются, и образуются белок кератогиалин (в виде зерен) — начинается процесс ороговения;

— *блестящий* — узкий слой с уплощёнными клетками. Внутриклеточные структуры разрушаются, кератогиалин превращается в элеидин;

— *роговой* — содержит роговые чешуйки, являющиеся погибшими клетками. Чешуйки заполнены кератином. При механической нагрузке и при ухудшении кровоснабжения процесс ороговения усиливается.

В тонкой коже, которая не испытывает нагрузки, отсутствует блестящий слой, а роговой слой тонкий, представлен лишь двумя-тремя рядами ороговевших клеток.

Препарат 2. Многослойный плоский ороговевающий эпителий (эпидермис) (рис. 9)

З а д а н и е. Зарисовать все слои, выдерживая масштаб. Отметить на рисунке: (1) базальную мембрану; (2) базальный слой (1 ряд клеток); (3) шиповатый слой (4–8 рядов клеток); (4) зернистый слой (3–4 ряда клеток); (5) блестящий слой (1–4 ряда клеток); (6) роговой слой (много рядов роговых чешуек).

Препарат 3. Нитевидные сосочки языка кошки (рис. 10)

З а д а н и е. Зарисовать все слои, выдерживая масштаб. Отметить на рисунке: (1) базальную мембрану; (2) базальный слой (1 ряд клеток); (3) шиповатый слой (4–8 рядов клеток); (4) зернистый слой (3–4 ряда клеток); (6) роговой слой (много рядов роговых чешуек).

Существуют два типа кератинизации. *Мягкий тип* характерен для эпидермиса и мозгового вещества волоса, а *твёрдый тип* — для таких сложных структур, как волосы (корковое вещество и кутикула), ногти, когти, рога, копыта. При твёрдой кератинизации

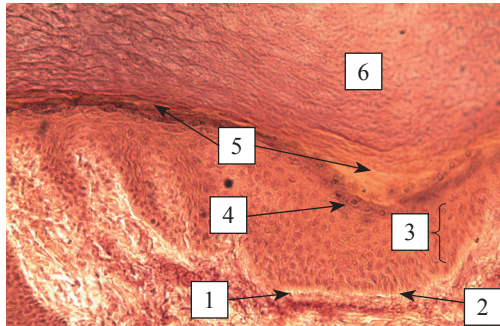


Рис. 9. Многослойный плоский ороговевающий эпителий
кожи пальца человека (объектив $\times 40$)

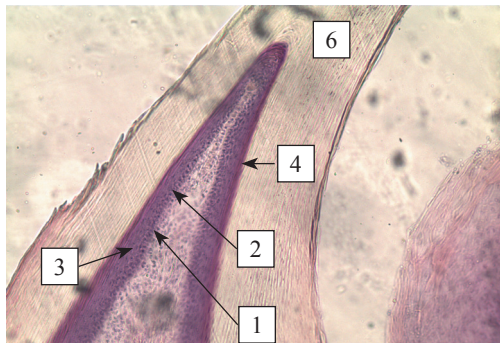


Рис. 10. Нитевидные сосочки языка кошки (объектив $\times 40$)

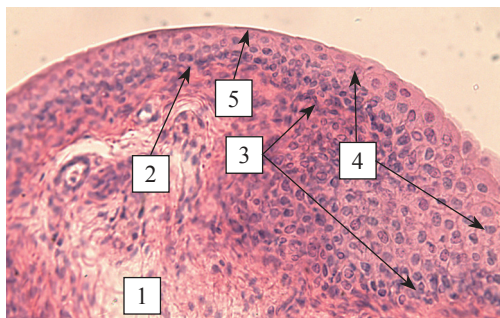


Рис. 11. Переходный эпителий мочевого пузыря (объектив $\times 40$)

клеточные контакты между роговыми чешуйками более сложные и более устойчивые; слущивание (десквамация) роговых чешуек происходит медленнее, чем при мягком типе. Например, для нитевидных сосочков языка кошки характерна именно твердая кератинизация с образованием устойчивого рогового чехла.

Переходный эпителий (уроэпителий) выстилает внутренние поверхности мочевыводящих путей и временный зародышевый орган — аллантоис. Содержит базальный слой, от которого постепенно отделяются клетки, в результате чего образуется промежуточный слой грушевидных клеток. Над ними располагается поверхностный слой клеток — крупных, иногда двухрядных, покрытых слизью. Толщина этого эпителия меняется в зависимости от степени растяжения стенки мочевыводящих органов (рис. 11).

Препарат 4. **Переходный эпителий** (рис. 11)

Задание. Зарисовать переходный эпителий различной толщины и обозначить: (1) рыхлую соединительную ткань; (2) базальную мембрану; (3) базальный слой; (4) слой грушевидных клеток; (5) кроющий слой.

Лабораторное занятие 3

Железистые эпителии (классификация и типы секреции)

Существуют типы эпителиальных клеток, которые специализированы на синтезе биологически активных веществ (секреты, гормоны), необходимых для осуществления и контроля тканевых, органных структур и их систем. Эпителии такого типа, вырабатывающие секреты, называются *железистыми*, а составляющие их клетки — железистыми (секреторными) клетками, или *секреторными glanduloцитами*. Секреторные клетки формируют железы либо в виде самостоятельного органа, либо только его части.

Типы секреции железистых эпителиев:

— *Мерокриновый* — выделение секрета путем экзоцитоза (секреторная клетка не разрушается). Примеры: слюнные железы, поджелудочная железа (рис. 12) и т. д.

— *Апокриновый* — апикальная часть клетки выпячивается и разрушается; секрет выделяется совместно с фрагментами апикальной части секреторной клетки. Пример: молочные железы и малая часть потовых.

— *Голокриновый* — клетки активно пролиферируют, перемещаются во внутреннюю часть железы, где полностью разрушаются, образуя секрет. Пример: сальные (рис. 14) и потовые железы кожи.

Классификация желез (основные признаки):

— *Экзокринные* — секрет выделяется во внешнюю среду или просвет органа (внешняя секреция). Для экзокринных желез характерно наличие выводного протока;

— *Эндокринные* — выделяют свой секрет непосредственно в кровоток (внутренняя секреция). Не имеют выводных протоков (рис. 13).

Основные структуры экзокринных желез:

— *Секреторный (концевой) отдел* — состоит в основном из железистых клеток, продуцирующих секрет. В эпидермальных железах могут дополнительно присутствовать *миоэпителиальные клетки* (обладают сократительной функцией);

— *Выводной проток* обеспечивает связь с поверхностным эпителием. Секреторная функция для клеток протоков не характерна. Во многих железах протоки образуют сложную систему.

От типа секрета (химический состав) зависит разделение на серозные (белковые), слизистые и белково-слизистые железы.

Структурная (морфологическая) классификация экзокринных желез:

— *По форме секреторного отдела* — альвеолярные (или сферические), трубчатые и смешанные (альвеолярно-трубчатые) железы;

— *По ветвлению секреторных отделов* — разветвлённые и неразветвлённые.

— *По форме выводного протока* — простые и сложные. Простые железы имеют один неразветвленный выводной проток

(пример — железы дна желудка). Сложные железы (пример — слюнные, молочные) имеют несколько выводных протоков (в этом случае часто говорят о разветвлении выводных протоков). Железы могут быть неразветвленными, если имеют один концевой отдел, и разветвленными с несколькими концевыми отделами.

Препарат 1. Поджелудочная железа (рис. 12)

Задание. Изучить строение секреторной части железы при большом увеличении. Зарисовать и отметить: (1) ацинус — экзокринную часть поджелудочной железы; (2) базальную мембрану; (3) панкреацит²; (4) островок Лангерганса — эндокринную часть поджелудочной железы; (5) кровеносный сосуд.

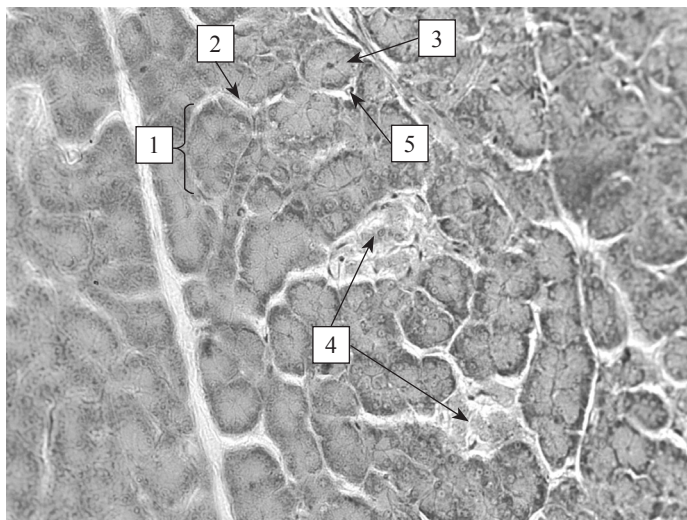


Рис. 12. Поджелудочная железа собаки (объектив $\times 40$)

² *Панкреацит* — клетка в составе ацинуса поджелудочной железы, синтезирующая ферменты желудочного сока (апикальная часть, окрашивается оксифильно — зимогенная зона; базальная часть, окрашивается базофильно — гомогенная зона).

Препарат 2. Щитовидная железа (рис. 13)

Задание. Зарисовать и обозначить на рисунке: (1) фолликул; (2) железистые клетки; (3) коллоид; (4) кровеносные сосуды; (5) интерстициальные клетки (клетки соединительной ткани).

Препарат 3. Кожа с волосом человека в продольном разрезе (рис. 14)

Задание. Найти сальную железу при большом увеличении микроскопа, зарисовать и обозначить: (1) выводной проток сальной железы; (2) концевой отдел сальной железы; (3) базальный слой себоцитов; (4) секреторные себоциты; (5) разрушающиеся себоциты; (6) корень волоса.

Препарат 4. Дно желудка (рис. 15)

Задание. Зарисовать и обозначить на рисунке: (1) однослойный эпителий внутренней поверхности дна желудка; (2) желудочную ямку; (3) просвет железы; (4) добавочные клетки (область шейки железы, выделяют слизь и бикарбонаты); (5) главные клетки (самое большое представительство в железе, клетки вырабатывают профермент пепсиноген, в дальнейшем превращающийся в пепсин); (6) обкладочные клетки (крупные и оксифильные, продуцируют соляную кислоту).

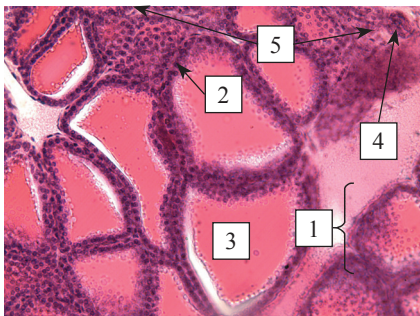


Рис. 13. Щитовидная железа собаки
(объектив $\times 40$)

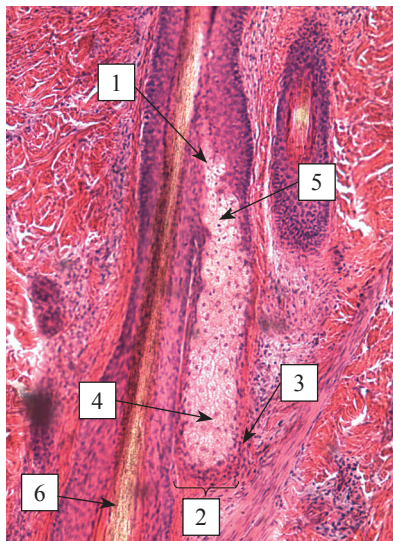


Рис. 14. Кожа с волосом человека
в продольном разрезе
(объектив $\times 40$)

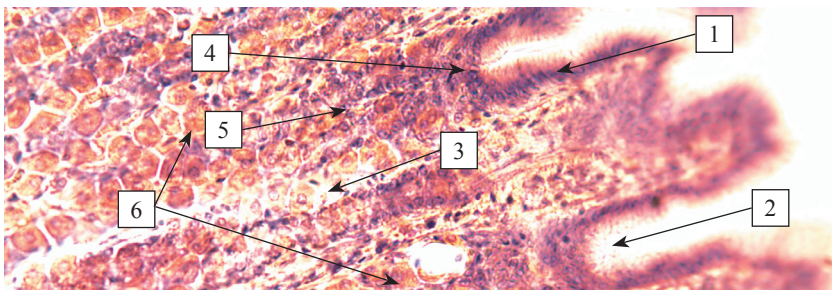


Рис. 15. Дно желудка собаки (объектив $\times 40$)

2. СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Лабораторное занятие 4

Общая характеристика и классификация соединительных тканей. Система крови

Соединительная ткань — это интегрирующая ткань организма, которая не отвечает непосредственно за работу какого-либо органа или системы органов, но играет вспомогательную роль во всех органах системах. Формирует каркас систем органов, составляя 60–90 % от их массы. Образует опорный каркас (*строму*) и наружные покровы (*дерму*) всех органов.

Характерные особенности:

— в онтогенезе развивается из *мезенхимы*. Мезенхима является *полипотентным* (дает начало различным типам тканей) и *гетерогенным* (в эмбриогенезе мезенхимальные клетки формируются из разных отделов мезодермы) зачатком.

— отсутствует клеточная полярность;

— в нормальных условиях нет контакта с внешней средой (формирует внутреннюю структуру организма);

— высокое содержание межклеточного вещества (часто преобладает над клеточным компонентом);

— для некоторых клеточных типов характерна подвижность (способность к миграции);

— все ткани данной группы создают и поддерживают динамическое постоянство внутренней среды (*гомеостатическая функция*).

Функции: механическая; трофическая; защитная; гомеостатическая; транспортная (кровь).

Классификация

Все соединительные ткани можно разделить на несколько групп, в которых выделяют подгруппы (на основании строения и функции конкретной ткани):

- скелетные ткани, к которым относят хрящевые и костные;
- система крови (миелоидное и лимфоидное кроветворение) (рис. 16);
- собственно соединительные ткани, или волокнистые;
- ткани со специальными свойствами (рис. 17).

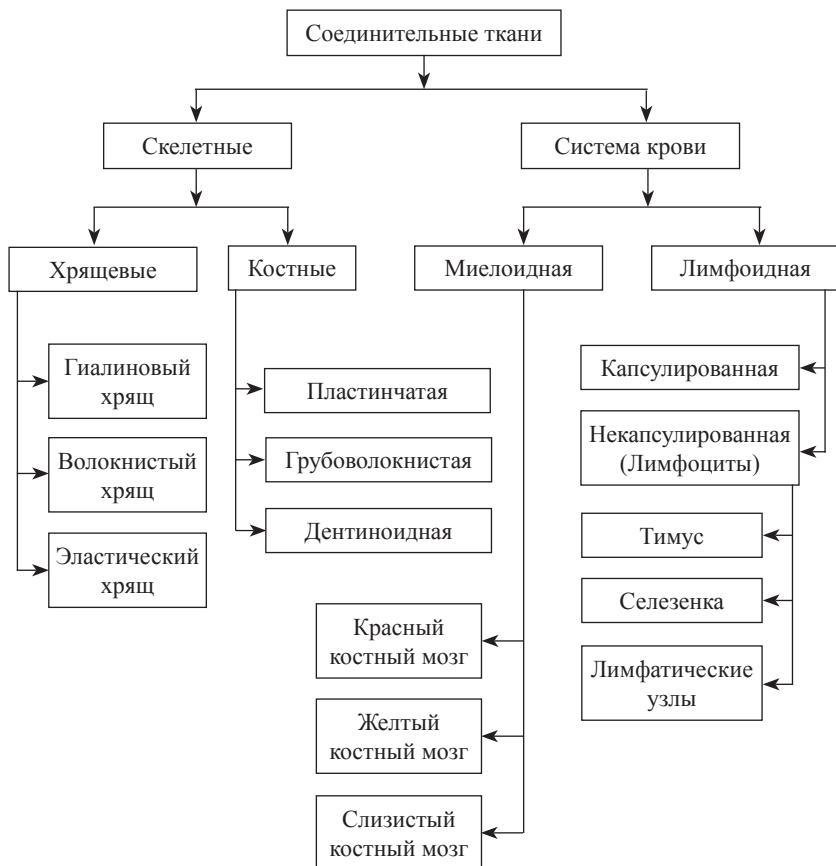


Рис. 16. Классификация скелетных тканей и системы крови

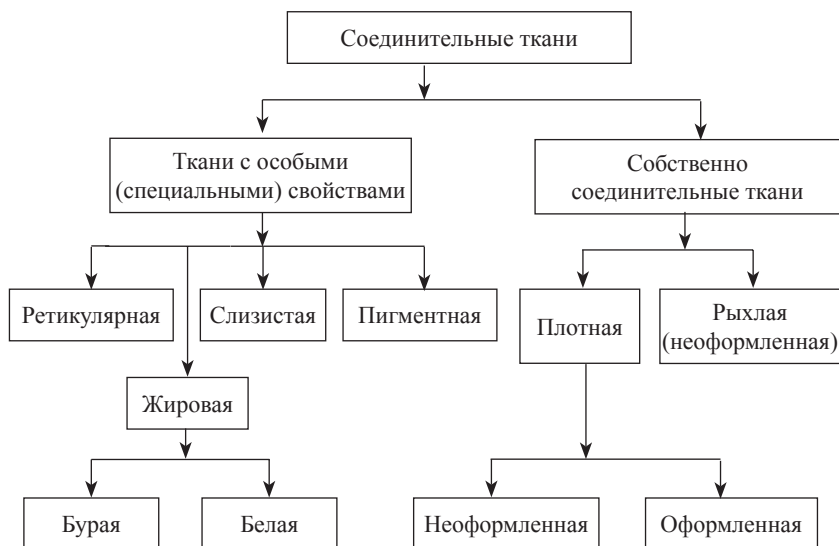


Рис. 17. Классификация собственно соединительных тканей и тканей со специальными свойствами³

Система крови — интегративная мультифункциональная система организма, состоящая из транспортной системы — крови, органов кроветворения (гемопоэза) и кроверазрушения, а также аппарата регуляции.

Кровь — особая жидкая соединительная ткань, циркулирующая по кровеносной системе позвоночных, в том числе человека, и некоторых беспозвоночных. Состоит из плазмы крови (жидкого межклеточного вещества) и форменных элементов (клеток и постклеточных структур). Циркулирует по сообщающимся сосудам с помощью ритмически сокращающегося сердца, с другими тканями тела не сообщается ввиду наличия гистогематических барьеров. У подавляющего большинства позвоночных имеет чаще красный цвет, обусловленный дыхательным пигментом *гемоглобином*.

³ См.: Гистология, эмбриология, цитология : учебник для вузов / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. 3-е изд. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2012. 480 с.

Функции: *транспортная* (перенос разнообразных веществ); *дыхательная* (перенос растворенных газов); *трофическая* (перенос питательных веществ); *эксcretорная* (удаление из тканей конечных метаболитов); *регуляторная* (транспорт биологически активных регуляторных веществ); *терморегуляторная* (распределение тепла между термоядром организма и периферическими тканями); *гомеостатическая* (поддержание постоянства внутренней среды организма); *защитная* (обеспечивается неспецифическими и специфическими (иммунными) механизмами).

Рассмотрим *этапы кроветворения*.

1. Эмбриональный

Возникновение крови как ткани происходит последовательно в разных органах кроветворения. Этапы сложно чётко отграничить, поскольку процесс кроветворения происходит непрерывно.

Желточное кроветворение начинается со 2–3-й недели эмбриогенеза. Мезенхимные клетки начинают дифференцироваться в «кровяные островки». Периферические клетки уплощаются и дают начало эндотелиальным клеткам стенки сосуда (*первичный ангиогенез*), центральные клетки округляются и превращаются в стволовые кроветворные клетки (рис. 18). Эритропоэз проходит интраваскулярно (внутрисосудистое образование клеток крови); для этого этапа характерен *мегалобластический эритропоэз*, при котором гранулярные (зернистые) лейкоциты развиваются экстраваскулярно (внесосудисто). В конце 3-й недели желточная сосудистая сеть соединяется с эмбриональной в теле зародыша, что приводит к образованию желточного круга кровообращения. Таким образом кровь и стволовые клетки проникают в сосуды зародыша. Стволовые клетки мигрируют в закладки кроветворных органов. Кроветворение в желточном мешке затухает к 12-й неделе.

Для *гепатотимотиенального этапа* характерны следующие особенности: органная локализация; количественные и качественные перестройки параметров крови (появление новых ростков (дифферонов) кроветворения); экстраваскулярный характер; нормобластический эритропоэз.

В печени с 5-й недели до конца 5-го месяца происходит в основном экстравазальное миелоидное кроветворение, которое к рождению полностью прекращается.

Тимус быстро (9–12 недели) теряет способность к универсальному кроветворению и становится лимфоидным — начинается Т-лимфоцитопоз, который продолжается и после рождения до его инволюции (25–30 лет).

В селезенке с 5-го по 7-й месяц происходит активное экстравазальное кроветворение (миело- и лимфоцитопоз). С 7-го месяца миелоцитопоз угнетается и к рождению прекращается. В дальнейшем (в постнатальном периоде) в селезенке происходит только лимфоидное кроветворение (вокруг артериальных сосудов органа).

Медуллярный этап. Красный костный мозг закладывается на 2-м месяце эмбриогенеза, кроветворение начинается с 3-го месяца, а с 6–10-го месяца он становится основным органом миелоидного и частично лимфоидного кроветворения (В-лимфоцитопоз). В тимусе, лимфатических узлах, селезенке в этот период осуществляется только лимфоидное кроветворение. В результате последовательной смены органов гемоцитопоз совершенствуется и усложняется, формируется кровь как ткань.

П р е п а р а т 1. Туловищная и амниотическая складки (рис. 18)

З а д а н и е. Изучить очаги кроветворения в мезенхиме при большом увеличении. Зарисовать и отметить: (1) формирующую стенку желточного мешка; (2) внезародышевую энтодерму; (3) висцеральный листок спланхнотомы (внезародышевую мезодерму); (4) первичные кровеносные сосуды в мезенхиме; (5) первичные клетки крови.

2. Постэмбриональный

Осуществляется в красном костном мозге и лимфоидных органах (тимус, лимфоидные органы, лимфатические узлы, селезенка). Суть процесса кроветворения заключается в пролиферации и поэтапной



Рис. 18. Срез зародыша курицы на стадии образования туловищных и амниотических складок (объектив $\times 40$)

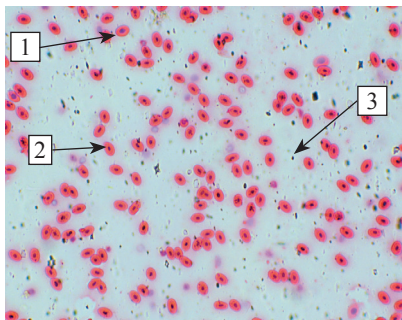


Рис. 19. Форменные элементы в мазке периферической крови лягушки (объектив $\times 40$)

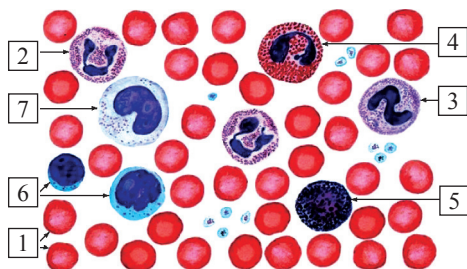


Рис. 20. Форменные элементы в мазке крови человека (иммерсионный объектив $\times 100$)

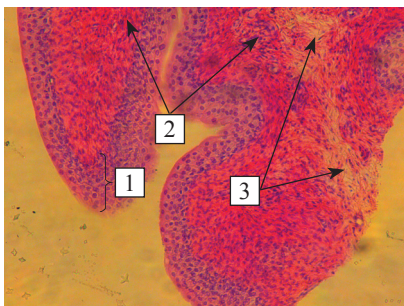


Рис. 21. Соединительная ткань стенки мочевого пузыря (объектив $\times 40$)

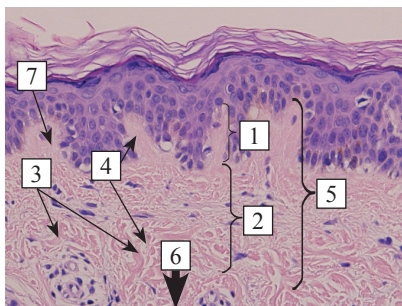


Рис. 22. Плотная неоформленная соединительная ткань кожи пальца человека (объектив $\times 10$)

дифференцировке и детерминации стволовых клеток в зрелые форменные элементы крови.

Стволовая кроветворная клетка – основа поддержания кроветворения.

Наиболее важной проблемой гематологии является вопрос о происхождении клеток крови. Существует несколько теорий кроветворения, из которых можно выделить две важнейшие:

— *Полифилитическая концепция* (П. Эрлих) — каждый росток кроветворения имеет свою родоначальную клетку. Незернистые лейкоциты происходят из лимфоидной ткани, а зернистые (система миелоидных клеток) берут начало в костном мозге. Таким образом, согласно этой концепции, существует две системы кроветворения — лимфоидная и миелоидная. При этом каждый из восьми описанных клеточных типов имеет своего предшественника.

— *Монофилитическая концепция = унитарная (унипотентная) теория кроветворения* (А. А. Максимов). Согласно ей, все клетки крови образуются из одной стволовой клетки. В настоящее время эта теория считается общепринятой. Подтверждение тому — образование кроветворных колоний на селезенке в экспериментах канадских ученых Тилла и МакКулоха, проводившихся еще в 1961 г.

В настоящее время общепринятой является унипотентная теория кроветворения, согласно которой все кроветворные клетки развиваются из единой *полипотентной стволовой клетки (ПСКК)*.

В постнатальный период возникает два вида кроветворения — *миелоидное* и *лимфоидное*. Каждый вид кроветворения делится на ростки, или ряды кроветворения (*диффероны*).

Миелопоэз: эритроцитопоэз, или эритроцитарный ряд; гранулоцитопоэз, или гранулоцитарный ряд; моноцитопоэз, или моноцитарный ряд; тромбоцитопоэз, или тромбоцитарный ряд.

Лимфоцитопоэз: Т-лимфоцитопоэз, или Т-лимфоцитарный ряд; В-лимфоцитопоэз, или плазмоцитопоэз.

Ростки кроветворения (диффероны):

1. Эритроидный.
2. Мегакариоцитарный (тромбоцитарный).

3. Гранулоцитарный:

— нейтрофильный;

— эозинофильный;

— базофильный.

4. Моноцитарный.

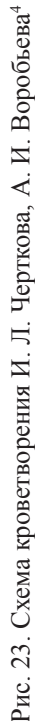
5. Лимфоидное кроветворение (Т-, В-, НК-клеточное) (рис. 23).

Препарат 2. Мазок крови человека (также можно использовать мазок крови крысы) (рис. 20)

З а д а н и е. С помощью иммерсионного объектива рассмотреть препарат и найти следующие форменные элементы: (1) эритроцит; (2) нейтрофил (в данном случае сегментоядерный, так как ядро фрагментировано); (3) нейтрофил (палочкоядерный); (4) эозинофил (светло-оранжевые цитоплазма и гранулы, гранулы имеют средний размер); (5) базофил (темно-фиолетовое ядро, крупные практически черные гранулы; очень часто гранулы маскируют ядро); (6) лимфоцит (ядро занимает большую часть клетки, по краю цитоплазмы прослеживается «голубая кайма», также можно увидеть перинуклеарную белую зону); (7) моноцит (крупные размеры, бобовидное ядро, цитоплазма от светло-коричневой до бледно-фиолетовой, с одной стороны клетки — довольно крупная часть цитоплазмы).

Эритроциты — форменные элементы крови, имеющие наибольшее представительство: у мужчин — $3,9\text{--}5,5 \times 10^{12}/\text{л}$ (4,5–5,5 млн в 1 мм^3 крови), у женщин — $3,9\text{--}4,7 \times 10^{12}/\text{л}$ (3,7–4,7 млн в 1 мм^3). Образование эритроцитов — конечный этап эритропоэза, который протекает в миелоидной ткани красного костного мозга. У человека и млекопитающих они считаются постклеточными структурами, так как в ходе развития утрачивают ядро (кариорексис) и органеллы (функционируют в среднем 100–120 дней).

Функции эритроцитов реализуются непосредственно в сосудистом русле, включают *дыхательную* (благодаря высокому сродству дыхательных газов к гемоглобину) и *регуляторную* (перенос на своей поверхности биологически активных веществ).



⁴ См. Луговская С. А., Почтарь М. Е. Гематологический атлас. М.; Тверь: Триада, 2004. 227 с., 523 ил.

Тромбоциты (кровяные пластинки) образуются в миелоидной ткани в процессе мегакариоцитопоза. Они не являются клетками и относятся к постклеточным структурам. Периферическая цитоплазма мегакариоцитов фрагментируется, затем «отшнуровываются» кровяные пластинки.

Функции тромбоцитов осуществляются как внутрисосудисто, так и вне сосудов (физиологическая концентрация — $180\text{--}360 \times 10^9/\text{л}$). В результате повреждения стенки сосуда тромбоциты активируются, их форма меняется, в области повреждённого эндотелия происходит *адгезия*, затем *агрегация* (слипание друг с другом). Возникает *секреторная реакция*, что приводит к развитию реакций *гемостаза* (остановки кровотечения) и *гемокоагуляции* (свертывания крови). Тромбоцитарные факторы роста способствуют *регенерации* сосудистой стенки. После завершения репарации тромб подвергается лизису.

Лейкоциты (белые кровяные клетки) — морфологически и функционально разнокачественные клетки (в среднем $4\text{--}9 \times 10^9/\text{л}$), циркулирующие в крови, а в дальнейшем способные мигрировать через стенку мелких капилляров в соединительную ткань. Таким образом, лейкоциты выполняют свои функции за пределами сосудистого русла.

По морфологическим признакам лейкоциты делятся на две группы: гранулоциты и агранулоциты.

Гранулоциты (зернистые лейкоциты) — клетки с крупными сегментированными ядрами и *специфическими гранулами* в цитоплазме. Подразделяются на нейтрофилы, базофилы и эозинофилы.

— *Нейтрофильные гранулоциты (нейтрофилы)* — наиболее распространенный вид лейкоцитов и, в частности, гранулоцитов (65–75 % от общего числа лейкоцитов, или 3–7 тыс. клеток/мкл). Они попадают в кровь из красного костного мозга (циркулируют 6–10 ч), после чего мигрируют в ткани (время жизни — от нескольких часов до 1–2 суток).

Функции нейтрофильных гранулоцитов: уничтожение микроорганизмов после их захвата (фагоцитоза) или путем выделения антимикробных веществ в межклеточное пространство; разрушение и переваривание поврежденных клеток и тканей; участие

в регуляции деятельности других клеток (благодаря выработке ряда цитокинов).

— *Базофильные гранулоциты (базофилы)* — самая малочисленная группа лейкоцитов и, в частности, гранулоцитов (0,5–1 % от общего числа лейкоцитов, или 20–80 клеток/мкл). Они образуются в миелоидной ткани в красном костном мозге, откуда попадают в кровь (циркулируют от 6 ч до суток), затем мигрируют в ткани (время жизни — несколько часов — несколько суток). По морфологическим и функциональным свойствам они близки, но не идентичны *тучным клеткам* соединительной ткани.

Функции базофильных гранулоцитов — выделение биологически активных веществ. В гранулах базофилов содержится большое количество *гистамина* — биологически активного вещества, которое вызывает спазм гладких мышц (включая мышцы бронхов), расширение капилляров и увеличение проницаемости их стенок. Кроме гистамина, в гранулах содержится *гепарин*, который регулируют свертываемость крови, и другие соединения. При выделении небольших количеств этих веществ базофилы выполняют *регуляторную* (гомеостатическую) функцию; при массивной (*анафилактической*) дегрануляции развиваются патологические *аллергические реакции*, приводящие к повреждению тканей.

— *Эозинофильные гранулоциты (эозинофилы)* — малочисленная группа лейкоцитов (0,5–1 % от общего числа лейкоцитов, или 100–450 клеток/мкл). Образуются в миелоидной ткани в красном костном мозге, откуда попадают в кровь (циркулируют 3–8 ч или 7–12 ч). После этого они выселяются в ткани — в основном в кожу, слизистые оболочки дыхательного, пищеварительного и половых трактов (время жизни — несколько суток).

Функции эозинофильных гранулоцитов: эозинофилы, взаимодействуя с другими клетками крови и иммунными механизмами, осуществляют антипаразитарную защиту организма. Эозинофилы при помощи хемотаксиса обнаруживают паразитические организмы, а содержимое их гранул повреждает поверхностные структуры паразита, что способствует его гибели; иммунорегуляторная — ограничение области аллергической реакции путем инактивации ее медиаторов, а также выработка ряда медиаторов воспаления и цитокинов.

Агранулоциты (незернистые лейкоциты) – клетки с округлыми или овальными ядрами (несегментированы), специфических гранул не содержат. Делятся на моноциты и лимфоциты.

— *Моноциты* — наиболее крупные клетки среди лейкоцитов, относятся к агранулоцитам (6–8 % от общего числа лейкоцитов или 240–700 клеток/мкл). Они образуются в миелоидной ткани в красном костном мозге, из которого попадают в кровь (циркулируют от 8 до 3–4 ч), после циркуляции в кровеносном русле перемещаются из него в ткани, где превращаются в различные виды *макрофагов*. В совокупности вместе с моноцитами образуют систему фагоцитирующих мононуклеаров (СФМ).

Функции моноцитов реализуются после их перемещения в ткани и превращения в макрофаги. К ним относятся обеспечение защиты организма против микробов, опухолевых и зараженных вирусами клеток; участие в защитных иммунных реакциях; захват и внутриклеточное переваривание различных стареющих и погибших клеток, а также их фрагментов и компонентов межклеточного вещества; секреция ферментов, цитокинов, факторов роста.

— *Лимфоциты* занимают второе место по численности среди всех лейкоцитов (20–35 %, доходят до 50 % от общего числа лейкоцитов (после нейтрофилов), или 1000–3000 клеток/мкл); они относятся к группе агранулоцитов. В крови циркулирует только 2 %, остальные находятся в тканях. Большая часть этих клеток после циркуляции в крови (среднее время — 30 мин.) проникают из сосудов в различные ткани, впоследствии вновь возвращаясь в кровь (явление *рециркуляции*). По размерам их подразделяют на *малые* (наиболее зрелые и многочисленные), *средние* (менее зрелые) и *большие* (наименее зрелые).

Функции лимфоцитов: являются главными клетками иммунной системы и обеспечивают реакции специфического иммунитета (*иммунная функция*), защищающие организм от чужеродных антигенов (а также измененных собственных). *Регуляторная функция* отражает их способность регулировать деятельность клеток других типов в иммунных реакциях, процессах роста, дифференцировки и регенерации тканей посредством контактных взаимодействий и секреции цитокинов.

Препарат 3. **Мазок крови лягушки** (рис. 19)

Задание. Рассмотреть препарат, найти отличия от клеток крови млекопитающих, зарисовать форменные элементы, отметить:

1) эритроцит; 2) ядро эритроцита; 3) тромбоцит⁵.

Лабораторное занятие 5

Рыхлая и плотная неоформленные соединительные ткани

Рыхлая неоформленная волокнистая соединительная ткань (РСТ) располагается вокруг сосудов, подстилает базальную мембрану любого эпителия, является основой каркаса всех паренхиматозных органов и составной частью оболочек полых органов. РСТ — ткань мезенхимального происхождения, которая детерминруется в направлении *фибробластического дифферона* (стволовые клетки, фибробласты, фиброциты, фиброкласты, миофибробласты). Клетки (фибробласты, фиброциты, миофибробласты) секретируют волокнистые компоненты (коллагеновые, эластические и ретикулярные волокна) и другие органические компоненты межклеточного матрикса (гликозаминогликаны, протеоглики и т. д.). В состав РСТ в практически одинаковой пропорции входят *клетки и межклеточное вещество*.

Состав межклеточного вещества:

1. Основное вещество — бесструктурная масса из гидратированных макромолекул полисахаридов. *Сульфатированные гликозаминогликаны (ГАГ)* являются важнейшими полисахаридами (примеры — гепаринсульфат, хондроэтинсульфат; ГАГ образуют комплексы с белками — *протеоглики*). Кроме того, в РСТ присутствуют и *несульфатированные ГАГ* (пример — гиалуроновая

⁵ У лягушки тромбоцит — полноценная клетка, а не пластинка, отделившаяся от мегакариоцита (!).

кислота). Фибробласты и фиброциты синтезируют органические компоненты основного вещества.

2. Волокна — вторая часть межклеточного вещества РСТ; подразделяются на коллагеновые, эластические и ретикулярные.

Коллагеновые — толстые волнистые структуры диаметром от 3 до 130 мкм, состоящие из белка коллагена (клетки-производители — фибробласты и фиброциты), окрашивающиеся кислыми красками (эозином в красный цвет). Существует около 13 типов коллагеновых волокон (в РСТ — I тип). Функция — обеспечивают механическую прочность РСТ. Незрелыми коллагеновыми волокнами являются ретикулярные. Они аналогичны по химическому составу и по ультраструктуре, имеют меньший диаметр и образуют петлистую сеть. В РСТ встречаются в небольшом количестве по ходу кровеносных сосудов.

Эластические — менее прочные, но очень эластичные, состоящие из белка эластина. Исчерченностью не обладают, имеют прямой ход, ветвятся. Функции: придают РСТ эластичность, способность растягиваться.

Ретикулярные отличаются от коллагеновых меньшей толщиной, ветвистостью и анастомозированием с образованием сети волокон. Главной их особенностью является а р г и р о ф и л и я (способность пропитываться серебром). Ретикулярные волокна являются системой, состоящей из коллагена III типа. Отличаются от коллагеновых в основном содержанием углеводов (более 4 % вместо 0,5 %) и липидов.

Волокна беспорядочно расположены в матриксе и на значительном расстоянии друг от друга разреженно, рыхло — эта особенность отразилась в названии ткани.

Клеточный состав РСТ отличается большим разнообразием. Рассмотрим его подробнее.

1. Клетки фибробластического дифферона:

— *стволовые и полустволовые;*

— *малоспециализированный и дифференцированный фибробласты* — клетки, характеризующиеся активными синтетическими процессами: в них происходит синтез белков волокон (эластина,

коллагена) и органических компонентов матрикса (ГАГ, протеогликанов). Представляют собой слабоотростчатые клетки с нечеткими границами, с базофильной цитоплазмой (*миофибробласты* — это специализированные фибробластоподобные клетки, обладающие выраженным сократительным аппаратом);

— *фиброциты* в процессе развития принимают веретеновидную форму. Синтетические процессы выражены в меньшей степени в сравнении с фибробластами.

2. Макрофаги — это гетерогенная специализированная клеточная популяция, образующая систему фагоцитирующих мононуклеаров. Ядра макрофагов небольшого размера, округлые, бобовидные или неправильной формы. Цитоплазма базофильна, богата лизосомами, фагосомами и пиноцитозными пузырьками.

3. Тучные клетки (синонимы — тканевой базофил, лаброцит, мастоцит) составляют 10 % всех клеток РСТ. Для них характерна округло-овальная форма, редко — отростчатая. Диаметр — до 20 мкм, в цитоплазме много базофильных гранул (с гепарином и гистамином). Место их происхождения не установлено, считается, что это миелоидная ткань красного костного мозга. Функции: выделяя гистамин, участвуют в регуляции проницаемости межклеточного вещества РСТ и стенки кровеносных сосудов; выделяют гепарин — для регуляции свертываемости крови. Осуществляют местную регуляцию.

4. Лейкоциты — клетки, мигрирующие в ткани из периферической крови.

5. Адвентициальные клетки — молодые клетки РСТ, расположены рядом с кровеносными сосудами (резервные клетки), способны дифференцироваться в другие клетки РСТ, в частности в фибробласты.

6. Перициты — погружены в толщу базальной мембраны капилляров, что помогает регулировать просвет гемокапилляров.

7. Плазмоциты, липоциты, меланоциты и ретикулярные клетки.

Функции РСТ: *трофическая* — осуществляет обмен веществ между кровью и тканями органа; *защитная*, которая обусловлена наличием в РСТ иммунных клеток; *опорно-механическая*; *пластическая* — репаративная регенерация после повреждений.

Препарат 1. Рыхлая неоформленная соединительная ткань (рис. 23)

З а д а н и е. Зарисовать основные компоненты рыхлой соединительной ткани и отметить на рисунке: (1) фибробласты (мало- и дифференцированные зрелые); (1а) фиброциты; (2) макрофаги; (3) коллагеновые волокна; (4) эластические волокна; (5) основное аморфное вещество (на препарате – гомогенное слабоокрашенное вещество между клетками и волокнами). Дополнительно на препарате следует найти и зарисовать лейкоциты, тучные клетки, адвентициальные клетки, перициты.

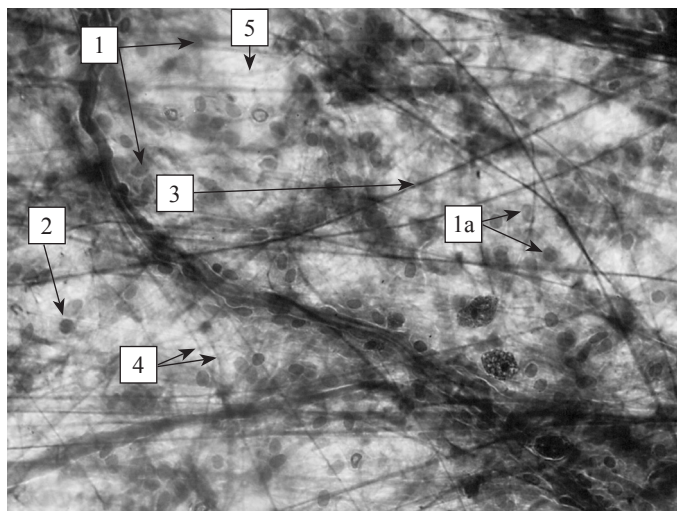


Рис. 23. Рыхлая соединительная ткань крысы (объектив $\times 40$)

Препарат 2. Переходный эпителий мочевого пузыря кролика (рис. 21)

З а д а н и е. Сделать комбинированный рисунок рыхлой соединительной ткани. Отметить: (1) переходный эпителий (уротелий); (2) ядра клеток соединительной ткани; (3) коллагеновые волокна.

Плотная неоформленная соединительная ткань (ПНСТ) характеризуется преобладанием волокна в межклеточном веществе над основным аморфным (большинство составляют плотно расположенные коллагеновые волокна). В сравнении с РСТ снижено количество клеток, качественный клеточный состав менее разнообразен.

В ПНСТ волокна локализованы в скопления, между волокнистыми структурами залегают фибробласты и фиброциты с преобладанием последних. Пучки коллагеновых волокон плотно сплетаются, а в промежутках обнаруживаются элементы РСТ с сосудами (капилляры). Элементы плотных тканей регенерируют хуже по сравнению с рыхлой. Сетчатый слой дермы кожи образован ПНСТ.

Препарат 3. Плотная соединительная ткань (рис. 22)

Задание. Зарисовать участок дермы и отметить все характерные элементы плотной и рыхлой соединительной ткани: (1) сосочковый слой (РСТ); (2) сетчатый слой (ПНСТ); (3) толстые коллагеновые волокна (коричневые); (4) ядра клеток соединительной ткани; (5) дерма кожи; (6) гиподерма (с прослойками РСТ, ниже дермы); (7) эластические волокна в сосочковом слое.

Лабораторное занятие 6

Соединительные ткани со специальными свойствами

Ткани этого типа имеют общий принцип строения собственно соединительных тканей. Выделим их основные особенности: (1) строго определенная область распространения в организме; (2) выполнение специфических функций; (3) численное преобладание одного определенного клеточного ряда (в зависимости от вида ткани); (4) специфический характер строения межклеточного вещества (волокон или основного вещества).

Классификация:

- Жировые (белая, бурая).
- Пигментная.
- Слизистая.
- Ретикулярная.

Белая жировая ткань — преобладающий вид жировой ткани у человека и животных. Имеет желтоватый оттенок. Образует *поверхностные* (гиподерма — подкожная жировая клетчатка) и *глубокие* (сальник, брыжейка, забрюшинное пространство) скопления. Развивается из мезенхимы, клетки которой дифференцируются в фибробластоподобные. Клетки переходят к дифференцировке в *преадипоциты*, а затем в *адипоциты*. В них начинают появляться специальные ферменты, ответственные за синтез липидов. В результате работы ферментов образуется крупная липидная капля. Клетки округляются, между отдельными клетками исчезают плотные межклеточные соединения — образуется зрелый адипоцит (рис. 25). Пролиферация после рождения заканчивается в возрасте 5 лет у 80 % людей (у 20 % может продолжаться).

Функции: трофическая; защитная (амортизатор); опорная, пластическая; теплоизолирующая; теплопродукция; регуляция объема кроветворного пространства костного мозга; депонирование жирорастворимых витаминов (A, D, E, K); эндокринная.

Препарат 1. Ретикулярная ткань лимфатического узла кошки (рис. 25)

Задание. Зарисовать адипоциты (жировые клетки) и отметить: (1) вакуоль жировой клетки (образовалась вследствие растворения жира во время приготовления препарата); (2) ядро адипоцита, оттеснённое на периферию.

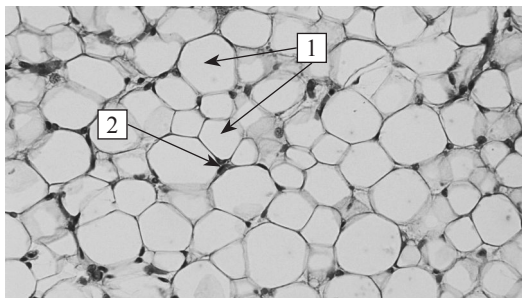


Рис. 25. Жировые клетки в лимфатическом узле кошки (объектив $\times 40$)

Буря жировая ткань содержится в организме в небольшом количестве, для нее характерна четкая локализация (между лопаток, задняя поверхность шеи, подмышечные впадины, ворота почек). Хорошо представлена у плодов и новорождённых. Гистогенез сходен с развитием белой ткани, за исключением того, что липиды образуют отдельные жировые капли. Адипоциты мельче, чем в белой жировой ткани. Бурый цвет ткани обусловлен обильным кровоснабжением и высоким содержанием окислительных ферментов — *цитохромов* — в митохондриях.

Выполняет функцию термогенеза — происходит разобщение процессов окисления и синтеза АТФ в митохондриях клеток бурой жировой ткани, что приводит к мощному выделению тепла.

Пигментная ткань похожа на рыхлую соединительную ткань, однако содержит значительно большее количество пигментных клеток, которые являются ее ведущими элементами. Эта ткань локализована в определенных участках кожи, в радужке и сосудистой оболочке глаза. В ней присутствуют разные соединительнотканьные

клетки. Пигментные клетки подразделяются на *меланоциты* и *меланофоры*.

Меланоциты — клетки с многочисленными отростками, контактируют с другими клетками и волокнами. Сильно развит синтетический аппарат, необходимый для синтеза меланина. Считается, что меланоциты располагаются в основном в эпителии, а в соединительной ткани залегают в основном меланофоры.

Меланофоры — отростчатые клетки, по строению схожи с меланоцитами, но не способны к синтезу меланина. Поглощают меланиновые гранулы, синтезированные меланоцитами.

Препарат 2. Секреторные гранулы в клетках Лейдига (рис. 26)

З а д а н и е. Найти и зарисовать пигментные клетки. Обозначить на рисунке: (1) эпителиальный пласт; (2) соединительную ткань; (3) пигментные клетки (меланоциты и меланофоры).

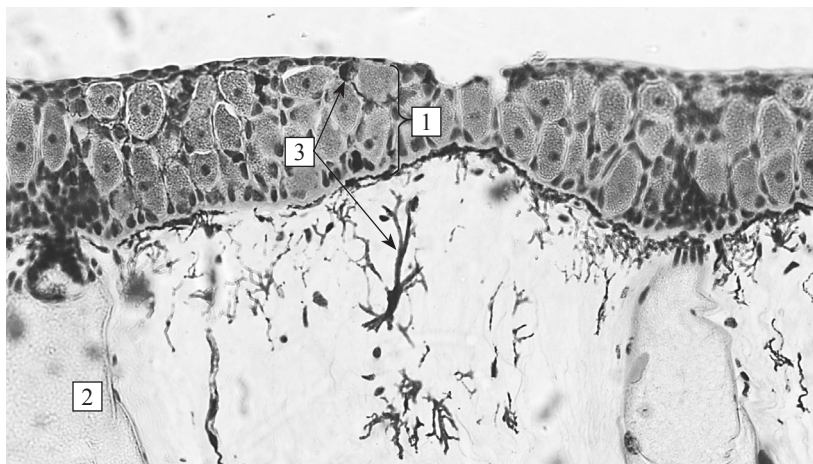


Рис. 26. Пигментные клетки в коже аксолотля (объектив $\times 40$)

Ретикулярная соединительная ткань — специализированная ткань, входящая в состав кроветворных тканей (миелоидной и лимфоидной) в качестве стромы. Ведущий клеточный

компонент — *ретикулярные клетки* и их разновидности (*адвентициальные клетки* в миелоидной ткани).

Препарат 3. Ретикулярная ткань лимфатического узла кошки (рис. 27)

З а д а н и е. Зарисовать участок мозгового вещества лимфатического узла, на рисунке отметить: (1) отростчатые ретикулярные клетки; (2) лимфоциты.

Благодаря своим отросткам клетки образуют сеть, которая формирует структурную основу органов кроветворения. В межклеточном веществе ретикулярной ткани основными волокнами являются ретикулярные. Они образованы коллагеном III типа, формируют разветвленную трехмерную сеть.

Функции: создание специализированного микроокружения для поддержания кроветворения; опорная; трофическая; секреторная; фагоцитарная; антиген-представляющая.

Слизистая соединительная ткань — видоизмененная рыхлая соединительная ткань с резким количественным преобладанием межклеточного вещества. Волокнистый компонент развит очень слабо. Вследствие особенностей строения имеет желеобразную консистенцию. Эта ткань присутствует у плодов — формирует каркас пупочного канатика (*вартонов студень*); у взрослых наиболее близкое строение имеет *стекловидное тело* глазного яблока.

Клетки слизистой ткани фибробластоподобны, в основном синтезируют аморфное вещество и незначительно — волокнистый компонент.

Большая часть основного вещества состоит из полимеризованной гиалуроновой кислоты, благодаря чему оно очень гигроскопично (содержит большое количество воды).

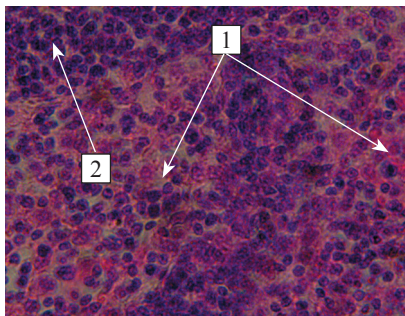


Рис. 27. Ретикулярные клетки в мозговом веществе лимфатического узла (объектив $\times 40$)

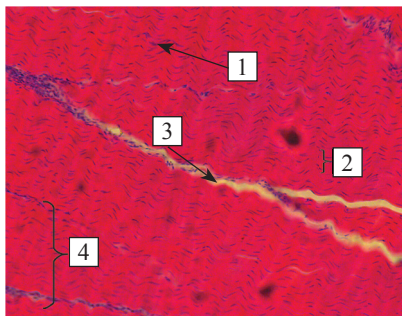


Рис. 28. Сухожилие в продольном разрезе (объектив $\times 10, 40$)

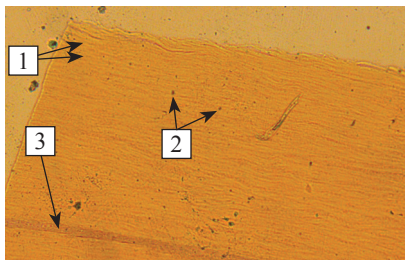


Рис. 29. Продольный срез эластической связки быка (объектив $\times 40$)

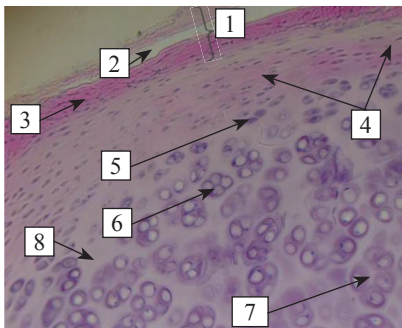


Рис. 30. Гиалиновый хрящ ребра кролика (объектив $\times 10, 40$)

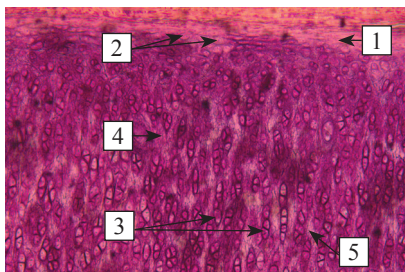


Рис. 31. Эластический хрящ ушной раковины свиньи (объектив $\times 10, 40$)

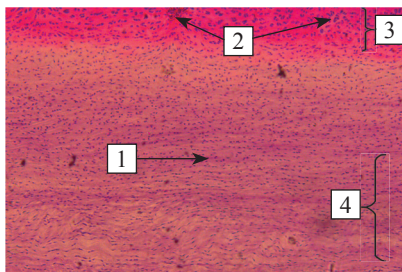


Рис. 32. Волокнистый хрящ межпозвоночного диска телянка (объектив $\times 10, 40$)

Плотная оформленная соединительная ткань

Характерной особенностью этой ткани является упорядоченность в расположении волокон по направлению действия механических сил. Выделяют *коллагеновую* и *эластическую* плотные оформленные ткани.

Из *плотной оформленной коллагеновой ткани* в основном построены сухожилия. Ткань представлена параллельно расположенными вдоль сухожилия коллагеновыми волокнами, образующими пучки. Узкие пространства между пучками занимают скопления эластических волокон и основное вещество (рис. 28, 29). Из клеток соединительной ткани преобладают *фиброциты*.

Плотная оформленная эластическая ткань характерна для связок (примеры — вейная, околосуставная и др.). Состоит из продольно вытянутых эластических волокон, которые формируют сеть. В щелевидных пространствах этой сетевой структуры присутствуют фиброциты, переплетенные коллагеновые фибриллы и прослойки РСТ, благодаря которым обеспечивается кровоснабжение. Из данной ткани построены системы радиально расположенных мембран и эластические сети, имеющиеся в крупных артериях, в стенках трахеи и бронхов.

Сухожилие состоит из сгруппированных в пучки коллагеновых волокон. Среди пучков располагаются клетки (в основном фиброциты и малое количество фибробластов) и аморфное вещество. Отростки фиброцитов плотно сплетаются с пучками волокон. Фиброциты, локализованные между такими пучками, называют *сухожильными клетками*, или *тендиоцитами*.

Пучки, отделенные друг от друга фиброцитами, называют пучками первого порядка. Комплекс пучков первого порядка окружён тонкими прослойками РСТ, в результате чего формируется пучок второго порядка. Более толстые прослойки РСТ, отделяющие пучки второго порядка друг от друга, называются *эндотенонием*. Несколько пучков второго порядка формируют пучки третьего порядка, между которыми залегают толстые прослойки РСТ — *перитеноний*.

Все сухожилие может состоять из пучка третьего порядка. В более крупных сухожилиях возможны пучки четвертого порядка. Перитеноний и эндотеноний обеспечивают кровоснабжение и иннервацию.

Некоторые сухожилия заключены между двумя волокнистыми оболочками, которые формируют влагалище. Между оболочками находится специальная жидкость или смазка, богатая гиалуроновой кислотой. Подобные структуры существуют в местах прикрепления к костям.

Препарат 1. Сухожилие в продольном разрезе (рис. 28)

З а д а н и е. Изучить и при большом увеличении сделать рисунок участка сухожилия, отметив: (1) сухожильные клетки — тендиноциты; (2) пучки коллагеновых волокон 1-го порядка; (3) эндотеноний; (4) пучки коллагеновых волокон 2-го порядка.

Препарат 2. Сухожилие в поперечном разрезе (рис. 33)

З а д а н и е. Изучить препарат при малом и большом увеличении и сделать рисунок, отметив следующие структуры: (1) перитеноний; (2) эндотеноний; (3) сухожильные клетки — тендиноциты; (4) пучки коллагеновых волокон 1-го порядка; (5) пучки коллагеновых волокон 2-го порядка.

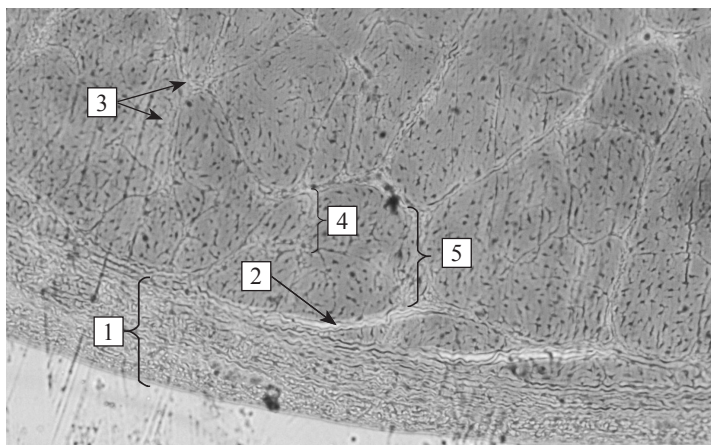


Рис. 33. Сухожилие в поперечном разрезе (объектив $\times 10, 40$)

Связки (эластическая ткань). Этот тип волокнистых тканей встречается в так называемых желтоватых связках (рис. 30). Для них характерно наличие развитой однонаправленной сети эластических волокон. Эластические волокна в составе сети могут достигать большой толщины. Из клеток чаще всего встречаются фибробласты. Желтоватый цвет обусловлен большим скоплением эластических волокон. Связки не содержат пучков разных порядков, так как РСТ равномерно распределена в эластической сети. Коллагеновые волокна представлены в малом количестве.

Препарат 3. Продольный срез эластической связки быка
(рис. 29)

З а д а н и е. Изучить препарат при большом увеличении, сделать рисунок и отметить: (1) эластические волокна (окрашены пикриновой кислотой в жёлтый цвет); (2) ядра фиброцитов; (3) прослойки коллагеновых волокон.

Фиброзные мембраны. К данному типу относят фасции, апоневрозы, сухожильные центры диафрагмы, капсулы некоторых органов, твердую мозговую оболочку, склеру, надхрящницу, надкостницу, а также белочную оболочку яичника и яичка и др. Фиброзные мембраны характеризуются плохой растяжимостью, так как пучки коллагеновых волокон вместе с фибробластами и фиброцитами размещены в несколько слоев друг над другом. В каждом слое пучки имеют однонаправленный ход, но в соседних слоях направление хода может быть уже другим. Кроме того, отдельные пучки волокон способны связывать слои друг с другом. В фиброзных мембранах обнаруживаются эластические волокна.

Надкостница, склера, белочная оболочка яичка, капсулы суставов и др. содержат больше эластических волокон, а пучки коллагеновых волокон имеют менее правильное расположение и ход.

Лабораторное занятие 8

Скелетные соединительные ткани.

Хрящевые ткани

Скелетные соединительные ткани включают хрящевые и костные ткани, объединенные в единую группу на основании ряда признаков:

- общая функция — опорная;
- общий источник развития в эмбриогенезе (производные мезодермы);
- сходство строения (образованы клетками и преобладающим по объему межклеточным веществом, имеющим значительную механическую прочность, которое является функционально ведущим, так как обеспечивает выполнение этими тканями опорной функции).

Хрящевые ткани — скелетные ткани, для которых характерны упругость и в то же время прочность, то есть свойства, связанные с размещением ткани и выполняемыми ею функциями. Хрящевая ткань присутствует в дыхательной системе, суставах, межпозвоночных дисках и т. д.

Хрящ — один из видов соединительной ткани, отличается плотным упругим межклеточным веществом, образующим вокруг клеток-хондроцитов и их групп особые оболочки — капсулы.

В состав хрящевой ткани входят клеточные элементы (в основном хондробласты и хондроциты) и межклеточное вещество, способное в больших количествах связывать воду — содержит ее до 80 % (этим и обусловлена упругость ткани). Межклеточное вещество преобладает над клетками. Опорная функция обусловлена упругостью хряща. В состав «сухого» вещества хрящей входит более 50 % коллагена. Сосудов в хрящевой ткани нет, их питание происходит диффузно через надхрящницу.

Характерные особенности:

- сравнительно низкий уровень метаболизма;
- отсутствие сосудов;
- способность к непрерывному росту;
- прочность и эластичность.

1. Хондробластический дифферон

— Хрящевые стволовые клетки.

— Полустволовые клетки, или прехондробласты.

— Хондробласты — бластные клетки, имеющие способность делиться и вырабатывать межклеточный матрикс. Для них характерно развитие гранулярной и агранулярной ЭПС и аппарата Гольджи. Цитоплазма характеризуется базофилией, так как в ней содержится много РНК. Хондробласты играют важную роль в реализации *периферического (аппозиционного)* роста хряща. Дифференцируются в хондроциты.

— Хондроциты — преобладающий клеточный тип хрящевой ткани. Форма варьирует от овальной до полигональной. Хондроциты локализованы в специализированных областях матрикса — *лакунах* — одиночно или группами. При делении в одной лакуне содержится несколько клеток-потомков исходного хондроцита, в результате чего формируются *изогенные группы* (рис. 31, 32, 33).

2. Межклеточное вещество

— Волокна:

а) коллагеновые — *тонкие (хондриновые)* волокна образуют трехмерную сеть в межклеточном веществе гиалиновой хрящевой ткани (представлены коллагеном II типа); *толстые волокна* вдоль линий напряжения в межклеточном веществе волокнистой хрящевой ткани (представлены коллагеном I и II типов);

б) эластические — в эластической хрящевой ткани.

— Основное вещество:

а) протеогликановые агрегаты (ПГА). Нитевидная молекула гиалуроновой кислоты — базовая часть протеогликана. Глобулярные белки присоединяют фибриллярные пептиды (*коровый белок* или *протеин*) к гиалуроновой кислоте. С коровыми белками связаны олигосахаридные комплексы — гликозаминогликаны (ГАГ); получившиеся при таком соединении молекулярные агрегаты называют протеогликанами (ПГ). В хрящах преобладают такие ГАГ как *хондроитинсульфат* и *кератансульфат*.

б) гликопротеины (ГП).

Существует два возможных механизма роста и регенерации хряща.

1. Клетки формируют хрящевой матрикс, который накладывается на нижележащую хрящевую ткань. В течение этого процесса клетки

погружаются в межклеточное вещество. Таким образом формируется хрящ способом *наложения*, или *аппозиции* (*периферического роста*). Этот механизм реализуется в эмбриогенезе и во время роста хряща у детей. В течение последующей жизни способность к аппозиции находится в «спящем», или латентном состоянии.

2. Клетки хряща некоторое время сохраняют возможность митотически делиться в лакунах (изогенных группах) и производить матрикс. За счет этого нарастает масса хряща изнутри (*интерстициальный рост*). Интерстициальный рост характерен как для эмбрионального периода, так и для постнатальной жизни (физиологическая и репаративная регенерация).

Представим обобщенную классификацию хрящевых тканей (табл. 2).

Таблица 2

Типы хрящевых тканей

Параметр	Волокнистая	Гиалиновая	Эластическая
Основная особенность	Большое количество одинаково ориентированных коллагеновых волокон	Большое количество протеогликановых агрегатов	Наличие эластических волокон
Следствие	Способность противостоять большим напряжениям	Высокая упругость	Высокая эластичность
Коллагеновые структуры	В данном хряще, как и в собственно соединительных тканях, содержится коллаген I типа, образующий волокна	В этих двух видах хряща содержится коллаген II типа, который является более гидрофильным (за счёт высокого содержания гидроксигрупп), образует лишь фибриллы (не объединяющиеся в волокна)	
Локализация	— межпозвонковые диски; — лонный симфиз; — места прикрепления сухожилий и связок к гиалиновому хрящу	— суставные поверхности костей; — воздухоносные пути; — места соединения рёбер с грудной; — скелет плода	— ушная раковина; — некоторые хрящи гортани; — хрящевые пластинки и островки средних бронхов

Препарат 1. Гиалиновый хрящ (рис. 30)

Задание. Зарисовать участок гиалинового хряща, отметить характерные для него структуры: (1) надхрящницу; (2) волокнистый слой надхрящницы (образован плотной неоформленной соединительной тканью); (3) хондрогенный слой надхрящницы (хондробласты и рыхлая соединительная ткань); (4) первичную лакуну; (5) изогенную группу (клеточное гнездо), состоящую из двух хондроцитов; (6) изогенную группу (клеточное гнездо), состоящую из четырех хондроцитов; (7) вторичную лакуну; (8) хрящевой матрикс.

Препарат 2. Эластический хрящ (рис. 31)

Задание. Зарисовать препарат, отметить все структуры, уделить внимание элементам, которые свойственны только данному типу хряща: (1) надхрящницу; (2) хондробласты; (3) изогенные группы; (4) густую сеть эластических волокон; (5) хрящевой матрикс.

Препарат 3. Волокнистый хрящ (рис. 32)

Задание. Изучить участок волокнистого хряща в месте его перехода в гиалиновый. Зарисовать и отметить: (1) пучки коллагеновых волокон; (2) скопления хрящевых клеток (хондроцитов); (3) строение ткани, соответствующее гиалиновому хрящу; (4) строение ткани, соответствующее сухожилию.

Лабораторное занятие 9

Скелетные соединительные ткани.

Характеристика и строение костных тканей

Костные ткани — особая разновидность соединительной ткани, характеризующаяся минерализацией межклеточного матрикса (содержит около 70 % неорганических солей кальция). Костная ткань — важное депо микроэлементов (обнаружено более 30), воздействующих на метаболизм.

Как и в большинстве соединительных тканей, их органическое вещество состоит из белков коллагенового типа и некоторого количества липидов. Для костной ткани характерны следующие признаки: слабая гидратация межклеточного вещества; низкое количество типичных для хряща гликозаминогликанов (хондроитинсульфат); повышенное содержание органических кислот, дающих кальциевые соли, которые приводят к окостенению органической матрицы кости (пример — лимонная). Минерализованный матрикс обуславливает ее высокую прочность, но в то же время твердая ткань более хрупкая, чем упругая хрящевая. Кость характеризуется высоким сопротивлением растяжению и сжатию.

Твердый матрикс кости не делает ее статичной тканью, наоборот, происходит ее постоянное ремоделирование (обновление) и адаптация к меняющимся условиям существования. Морфология и функционирование костной ткани зависят от многих факторов, таких как физические нагрузки, питание, гормональная регуляция, иннервация и др.

Основные функции: биомеханическая (локомоторная, опорно-двигательная); защитная (механическая защита головного мозга, сосудов, нервов, внутренних органов и т. п.); кроветворная (внутри костной ткани располагаются очаги гемо- и лимфопоэза); депо минеральных веществ и ростовых факторов, активных биомолекул (кальций, магний, фосфор, лимонная кислота, морфогенетический костный белок, интерлейкины и др.); метаболическая (участие в обмене веществ, микроэлементов, гормонов, биоактивных веществ, пептидов, липидов и т. п.); морфообразующая; сенсорная.

Рассмотрим состав костных тканей.

1. Дифферон костных клеток

— *Мезенхимальные недифференцированные клетки кости* находятся главным образом в составе внутреннего слоя надкостницы, покрывающей поверхность кости снаружи, — *периоста*, а также в составе *эндоста*, выстилающего контуры всех внутренних полостей кости, внутренние поверхности кости. Их называют *выстилающими*, или *контурными* клетками. Из этих клеток могут образовываться новые клетки кости — *остеобласты*. В соответствии с этой их функцией их также называют *остеогенными клетками*.

— *Остеобласты* — клетки, находящиеся в зонах костеобразования на внешних и внутренних поверхностях кости. Остеобласты содержат достаточно большое количество гликогена и глюкозы. С возрастом это количество уменьшается в два-три раза. В клетках протекают реакции цитратного цикла, и наибольшей активностью обладает цитратсинтаза. Синтезируемый цитрат используется в дальнейшем для связывания Ca^{2+} , необходимого для процессов минерализации. Остеобласты активно синтезируют и выделяют во внеклеточное пространство значительное количество глицерофосфолипидов, которые способны связывать Ca^{2+} и участвовать в процессах минерализации. Остеобласты синтезируют и выделяют в окружающую среду фибриллы коллагена, протеогликаны и гликозаминогликаны. Они также обеспечивают непрерывный рост кристаллов гидроксиапатитов и выступают в качестве посредников при связывании минеральных кристаллов с белковой матрицей. По мере старения остеобласты превращаются в *остеоциты*.

— *Остеоциты* — зрелые клетки, имеющие наибольшее представительство в костных тканях: они замурованы в минерализованный матрикс, митотически не делятся. Остеоциты взаимодействуют и с другими клетками костной ткани — *остеокластами* и *остеобластами*, а также с мезенхимальными клетками кости. Клетки имеют многочисленные отростки, замурованы в специализированных полостях в матриксе (*костные лакуны*). Остеоциты обмениваются веществом друг с другом и с кровью благодаря костным канальцам, в которых циркулирует тканевая жидкость.

— *Остеокласты* — это клетки гематогенной природы (симпласты из моноцитарных предшественников), способные разрушать обызвествленный хрящ и кость. Не включаются в ряд дифференцировки костных клеток (дифферон). Содержат от трех до нескольких десятков ядер. Осуществляют функции в поверхностном слое кости. Часть клетки, прилегающая к поверхности, содержит выросты (*гофрированную каемку*) — здесь осуществляется выделение гидролитических ферментов. Остеокласты способны формировать *зону плотного прилегания*, благодаря чему удается избежать утечки ферментов из зоны резорбции. Они выделяют фермент *карбоангидразу*, который при наличии CO_2 способствует образованию слабой угольной кислоты, растворяющей кальциевые соли. Лизосомы остеокластов имеют большой спектр ферментов, способствующих расщеплению органического матрикса и минеральных компонентов кости.

2. Межклеточное вещество

— *Коллагеновые (оссеиновые) волокна* группируются в малые агрегаты — пучки. Основу таких волокон составляет коллаген типа I и V. В ретикулофиброзной ткани волокна не имеют строгой ориентации в пространстве, для пластинчатой характерно строго однонаправленное расположение волокон.

— *Основное вещество* содержит мало хрящевых гликозаминогликанов, преобладают органические кислоты (лимонная), образующие кальциевые соли, способствующие минерализации костного матрикса. Присутствуют неколлагеновые белки (*остеокальцин, сиалопротеин, остеонектин*, различные фосфопротеины, протеолипиды). Минерализацию матрикса обеспечивают *кристаллы гидроксиапатита и фосфат кальция*. При усиленной нагрузке на костную ткань компенсаторно нарастает ее масса (от 10 до 50 %).

Классификация костных тканей:

- ретикулофиброзная (грубоволокнистая);
- пластинчатая;
- дентиноидная.

Ретикулофиброзная (грубоволокнистая) костная ткань преобладает в эмбриональный период. В постнатальный период постепенно замещается на пластинчатую. Локализация: черепные швы, места крепления сухожилий к костям, поврежденные участки кости (при репаративной регенерации). Коллагеновые волокна не образуют упорядоченных структур, поэтому формируются толстые пучки (за счет разнонаправленности волокон). В основном веществе залегают вытянутые костные лакуны с длинными канальцами, в которых замурованы отростчатые остециты (рис. 34).

Препарат 1. Грубоволокнистая кость (жаберная крышка сельди) (рис. 34)

Задание. Зарисовать участок препарата и отметить: (1) костные полости с остатками остецитов; (2) костные канальцы; (3) межклеточное вещество.

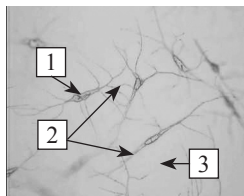


Рис. 34. Костные клетки жаберной крышки сельди (объектив $\times 10$)

Пластинчатая (тонковолокнистая) костная ткань. Ее структурно-функциональной единицей является *костная пластинка*. Скелет взрослого человека построен в основном из пластинчатой костной ткани.

Пластинчатая костная ткань может формировать две разновидности:

— *Губчатая пластинчатая костная ткань (трабекулярная кость)* образует эпифизы длинных трубчатых костей. Губчатое вещество образовано костными пластинками (*трабекулярные пакеты*), которые лежат беспорядочно (напоминают губку), а между ними имеются микрополости, которые занимает кроветворный орган — красный костный мозг.

— *Компактная пластинчатая костная ткань (кортикальная кость)* образует диафизы трубчатых костей. Структурно-функциональной единицей компактной пластинчатой костной ткани является *остеон (гаверсова система)*. В центре остеона проходит гаверсов канал, в состав которого входят (изнутри кнаружи) кровеносные сосуды, слой остеогенных клеток, слой РСТ, слой остеобластов, и затем располагаются костные пластинки с остеоцитами. Далее гаверсов канал окружают полые цилиндры разного диаметра (образованы костными пластинками), которые вдеваются один в другой.

Строение компактного вещества пластинчатой костной ткани:

— *Надкостница (периост)* состоит из *волокнистого слоя и клеточного (остеогенного) слоя* (остеобласты, преостеобласты). В надкостницу проникают кровеносные сосуды.

— Наружный слой *генеральных (общих) пластинок*. Они располагаются в несколько рядов. Покрывает кость снаружи.

— Слой *остеонных, или гаверсовых систем*. Построен из остеонов. Пустот между ними нет, они заполнены вставочными пластинками. Между соседними гаверсовыми каналами возможны анастомозы — прободающие каналы. Сообщение между сосудами надкостницы и гаверсовыми сосудами — *фолькмановские каналы*.

— Слой *внутренних генеральных (общих) костных пластинок* выстилает кость изнутри.

— *Внутренняя надкостница (эндост)*. Состоит из волокнистого и клеточного (остеогенные клетки) слоев.

Внутри находится костномозговой канал (полость). Она заполнена резервным костным мозгом — желтым костным мозгом, состоящим из соединительной, ретикулярной и жировой тканей.

Волокна надкостницы вплетаются в костную ткань (переходят в оссеиновые волокна) при помощи *шарпеевых волокон* (обеспечивают прикрепление надкостницы к кости).

Препарат 2. Берцовая кость (поперечный разрез) (рис. 35)

Задание. Зарисовать участок среза кости, отметить характерные особенности пластинчатой костной ткани. Особое внимание уделить строению остеона: (1) надкостница (два

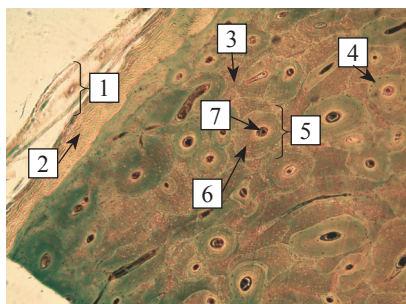


Рис. 35. Берцовая кость человека
в поперечном разрезе
(объектив $\times 40$)

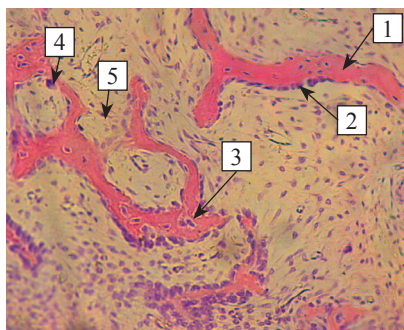
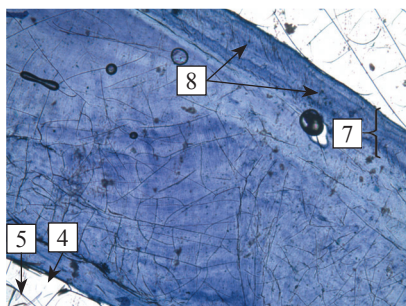
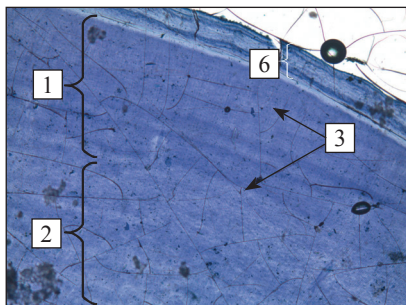


Рис. 37. Развитие кости
из мезенхимы (объектив $\times 10, 40$)



а



б

Рис. 36. Декальцированный
корень зуба (объектив $\times 40$):
а — верхушка корня, *б* — боковая
поверхность корня

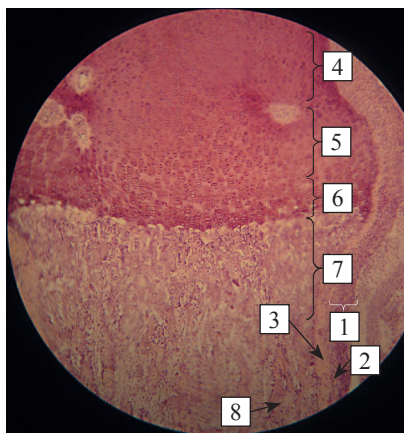


Рис. 38. Развитие кости на месте
хряща (объектив $\times 10, 40$)

слоя — волокнистый и остеогенный); (2) наружные окружающие пластинки; (3) вставочные пластинки; (4) тело остеокита, расположенное в костной полости (на большом увеличении рассмотреть отростки остеокитов, расположенные в костных каналах); (5) остеон; (6) концентрическая костная пластинка; (7) гаверсов канал.

П р е п а р а т 3. Берцовая кость (продольный разрез) (рис. 39)

З а д а н и е. Зарисовать участок среза кости, обозначить: (1) гаверсов канал; (2) концентрические костные пластинки; (3) остеокиты с отростками; (4) поперечные, или косые анастомозы.

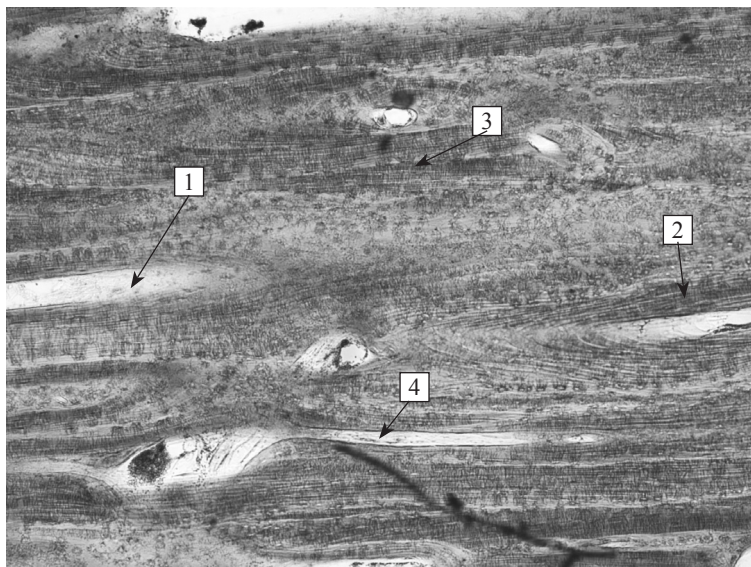


Рис. 39. Берцовая кость человека в продольном разрезе
(объектив $\times 40$)

Дентиноидная костная ткань отличается отсутствием тел костных клеток в межклеточном веществе.

Строение зуба

Зубы — твердые слоистые структуры в ротовой полости, участвующие в начальных этапах пищеварения (размельчение пищи).

Эмаль — самая твердая ткань организма человека, производное специализированных эпителиальных клеток (эктодермальное происхождение). Слагается *эмалевыми призмами* — вытянутыми образованиями в виде палочек, которые проходят через толщу эмали перпендикулярно месту контакта дентина и эмали.

Дентин — минерализованная ткань зуба, лежащая в его основе. Из неорганического вещества в дентине преобладают гидроксиапатиты, из органики — коллагеновые белки. Через твердый матрикс проходят *дентинные трубочки*, в которых расположены длинные отростки *одонтобластов (дентинобластов)* — костных клеток, ведущих свое происхождение из нервного гребня. Дентинобласты в процессе секреции межклеточного вещества не замуровываются в нем, поэтому их тела находятся в поверхностном слое пульпы. Дентинные трубочки обеспечивают радиальную исчерченность, которую можно заметить на гистологических препаратах и шлифах зубов.

Предентин — неокостеневший матрикс, оксифильный, контактирующий со слоем одонтобластов. Обеспечивает рост дентина путем образования новых слоёв поверх старых.

Цемент покрывает корни и шейку зуба, прикрепляет волокна периодонта. Напоминает своим строением грубоволокнистую кость, но сосуды в эту ткань не проникают. *Цементоциты* обнаруживаются исключительно в *клеточном цементе* (верхушка корня), они отсутствуют в *неклеточном цементе* (на остальной поверхности корней). Матрикс содержит коллагеновые волокна и минерализованное основное вещество.

Пульпа зуба — аналог РСТ, заполняет *пульпарную полость* и обеспечивает кровоснабжение зуба и иннервацию.

Препарат 4. Корень зуба (рис. 36)

Задание. Изучить препарат при малом и большом увеличении. Зарисовать часть корня зуба и обозначить: 1) дентин;

2) предентин; 3) дентинные каналцы; 4) область расположения тел одонтобластов (дентинобластов); 5) полость пульпы зуба; 6) бесклеточный цемент; 7) клеточный цемент; 8) костные полости цементобластов.

Лабораторное занятие 10

Остеогистогенез

Образование костной ткани (остеогистогенез) из мезодермальных зачатков — активный процесс, проходящий в развивающемся организме (*эмбриональный остеогенез*). После рождения остеогенез не прекращается — в организме происходит постоянное *ремоделирование* костной ткани: процессы разрушения и восстановления в костях сменяют друг друга, что приводит к постоянному обновлению ткани (*постнатальный остеогенез*). Образование костной ткани после рождения способствует постоянному росту костей скелета. Процессы постнатального гистогенеза обеспечивают рост костей в детском и подростковом возрасте. Формообразующие процессы в костях человека заканчиваются примерно к 25 годам, но до конца жизни индивида костные ткани способны к перестройке и обновлению. При повреждении костей гистогенез резко усиливается — для костей характерна наиболее полно протекающая репаративная регенерация. Костная ткань может появляться вне скелета как нетипичное *эктопическое костеобразование* (*остеогенез*).

Для костных тканей характерны два пути развития:

— Из мезенхимальных клеток (прямое развитие (остеогенез) кости).

— Из хрящевого зачатка будущей кости (непрямой остеогенез).

Прямой остеогистогенез (прямое развитие) приводит к образованию грубоволокнистой костной ткани (покровные кости и швы черепа). Наибольшей активности такое костеобразование достигает к концу первого месяца развития. Формируется первичная

остеоидная ткань, в матриксе откладываются кальциевые, фосфорные и другие соли.

I стадия. Мезенхимоциты начинают делиться, образуется скопление клеток — *остеогенный островок*. В сторону такого островка начинают прорастать сосуды. Клетки мезенхимы ориентируются согласно векторам нагрузки и дифференцируются в остеогенные предшественники — *преостеобласты*.

II стадия. Преостеобласты островков трансформируются в остеобласты, начинающие выделять оксифильный органический матрикс — комплекс коллагеновых белков (стадия остеоида). Некоторые остеобласты погружаются в волокнистый матрикс, образуют отростки и становятся остеocyтами. Остеocyты, заключенные в основное вещество, не способны митотически делиться.

Мукопротеиды основного вещества (или *оссеомукоид*) скрепляют волокна коллагена в прочные агрегаты. Процесс дифференцировки остеобластов повторяется многократно. В то же время из окружающей мезенхимы образуются новые генерации остеобластов, которые наращивают кость снаружи (*аппозиционный рост*).

III стадия. Начинается минерализация матрикса. Этот процесс заключается в синтезе костными клетками щелочной фосфатазы. Фермент способствует образованию фосфорной кислоты, которая образует соли кальция. В итоге формируются кристаллы *гидроксиапатита* $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$, играющие главную роль в окостенении.

Остеонектин (специфический гликопротеин костных тканей) способствует образованию костных трабекул за счет связывания кальциевых и фосфорных солей с коллагеном. Костные трабекулы анастомозируют, образуя трехмерную сетевую структуру. В ячейках сети залегает РСТ с сосудами.

В периферической области эмбриональной костной ткани концентрируются волокна и остеобласты. Часть этих волокон и клеток формирует *периост*. Через периост в кость проникают сосуды, а периостальные остеогенные клетки являются камбиальными. Результатом этих процессов является появление *первичной губчатой кости*, которая позднее заменяется на *вторичную губчатую кость* (построена из пластинчатой костной ткани — *IV стадия* остеогенеза).

Кость может расти только аппозиционным путем, что является одним из основных отличий от хрящевой ткани.

Препарат 1. Образование кости из мезенхимы (рис. 37)

Задание. Зарисовать участок костной балки и отметить: (1) костную трабекулу (балку); (2) остеобласты; (3) остециты, замурованные в костном матриксе; (4) остеокласт; (5) клетки остеогенной мезенхимы.

Непрямой остеогистогенез. Ко второму месяцу развития закладывается основа трубчатых костей — скопления хрящевой ткани (из мезенхимных клеток мезодермы), по форме напоминающие постнатальную кость (*хрящевая матрица*, или *модель*). Хрящевая модель формируется на основе гиалинового хряща, который покрывает надхрящница (*перихондрий*). Ее рост происходит как за счет аппозиции, так и интерстициально.

Перихондральное окостенение начинается в диафизарной области хряща. В надхрящницу врастают сосуды и проникают клетки-предшественники, формирующие остеобласты. Костные клетки образуют *перихондральную манжетку (костное кольцо)*, состоящую из *грубоволокнистой кости* — так называемый *первичный центр окостенения* (рис. 38, 40). В течение непрямого остеогенеза грубоволокнистая костная ткань замещается на *пластинчатую*. Через костную манжетку невозможна диффузия питательных веществ в глубокие слои хряща, результатом чего является дистрофия хряща в диафизе — *кариопикноз ядра*, вакуолизация клеток. Формируются дефектные хондроциты — *пузырчатые*, которые в будущем массово гибнут. Диафизарный хрящ перестает расти.

Эндохондральное окостенение. Со временем зона деструкции хряща расширяется, что ведет к появлению остеокластов. Эти клетки гематогенной природы лизируют гибнущий хрящ. На освободившееся место (по ходу сосудов) мигрируют остеобласты, и формируются очаги костеобразования (*вторичные эндохондральные центры окостенения*). В дистальных отделах хрящевой матрицы хондроциты размножаются и уплотняются в колонки. Матрикс около пузырьчатых хондроцитов минерализуется, хрящ становится хрупким и приобретает резкую базофильную окраску. Надхрящница перестраивается в *надкостницу*.

Процессы развития и разрушения эндохондральной кости сменяют друг друга. На месте разрушенной остеокластами кости образуются *полости резорбции*, являющиеся основой *костномозговой полости*, которая заселяется стромой костного мозга мезенхимальной природы. Рост костной ткани происходит как в длину (к эпифизам), так и в ширину (за счет новых костных перекладин, появляющихся со стороны надкостницы).

В ходе образования периостальной кости грубоволокнистая кость заменяется концентрическими костными пластинками, которые образуются вокруг проникших сюда сосудов за счет остеобластов (первичные остеоны). Через некоторое время под периостом формируются *наружные окружающие (генеральные) пластинки*. В будущем центры окостенения появятся и в эпифизах. Процесс окостенения происходит аналогично диафизарному.

Промежуток между диафизом и эпифизами, в котором располагаются пролиферирующие хондроциты, называется *метафизарным хрящом*, или *пластинкой*. За счет этой зоны кость растет в длину.

Препарат 2. Образование кости на месте хряща (рис. 38)

З а д а н и е. Зарисовать препарат и отметить: (1) надкостницу; (2) остеогенную ткань (внутренний слой надкостницы); (3) перихондральную костную манжетку; (4) зону гиалинового хряща⁶; (5) зону пролиферации хряща (хондроциты делятся и располагаются в виде монетных столбиков, а вся зона имеет вид так называемой *метафизарной пластинки*); (6) зону гипертрофии хряща (хондроциты округлой формы — *пузырчатые хондроциты*); (7) зону резорбции (разрушения) хряща (именно здесь происходит окостенение диафиза); (8) костные трабекулы, расположенные в диафизе кости.

⁶Окостенение эпифизов также произойдет, но гораздо позже, чем в диафизах.

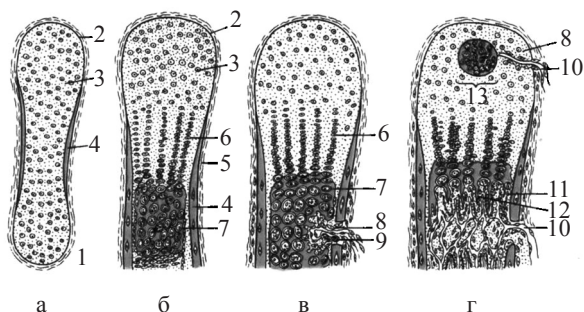


Рис. 40. Схема непрямого остеогенеза. Образование хрящевой модели кости и перихондральной костной манжетки (по Ю. И. Афанасьеву⁷):

а-г — стадии остеогенеза: 1 — первичная хрящевая модель трубчатой кости; 2 — надхрящница; 3 — хрящевая ткань; 4 — перихондральная костная манжетка; 5 — надкостница; 6 — колонки хрящевых клеток; 7 — зона пузырчатых клеток; 8 — врастающая в хрящ мезенхима с дифференцирующимися остеобластами (9) и кровеносными капиллярами (10); 11 — остеобласты; 12 — образованная эндохондральная костная ткань; 13 — точка окостенения в эпифизе.

В человеческом организме зона метафизарной пластинки переходит к окостенению к 25 годам. В это время прекращается рост кости в длину, и происходит полное окостенение.

⁷ Афанасьев Ю. И. Гистология, эмбриология, цитология. М., 2012. С. 224.

3. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Лабораторное занятие 11

Общие морфофункциональные характеристики и классификация мышечных тканей

Мышечные ткани — ткани, разные по строению и происхождению, но сходные по наличию ведущей функции — способности к выраженным сокращениям. Благодаря этой их функции обеспечивается перемещение организма (пример — скелетная мускулатура) и его частей (органов) внутри организма (пример — мышечная ткань внутренних органов). Изменение формы присуще клеткам многих тканей, но в мышечных тканях эта функция реализуется как определяющая.

Существует несколько классификаций мышечных тканей.

1. *Морфологическая*

— *Поперечнополосатые* (исчерченные) мышечные ткани.

Миозиновые и актиновые микрофиламенты образуют постоянные активно функционирующие миофибриллы. Миофибриллы формируют характерные структуры — саркомеры. Поперечная исчерченность обусловлена расположением структурных единиц саркомеров на одном уровне. Для этих тканей характерны более быстрые и мощные сокращения в сравнении с гладкими.

— *Гладкие* (неисчерченные) мышечные ткани.

Миозиновые филаменты осуществляют сборку только в момент мышечного сокращения. Полимеризация запускается кальциевыми ионами, после чего миозиновые филаменты взаимодействуют с актином. В присутствии ионов кальция они полимеризуются и вступают во взаимодействие с филаментами актина. Поперечная исчерченность не характерна.

2. Гистогенетическая (по Н. Г. Хлопину)

— *Соматический тип* — скелетная мышечная ткань.

— *Целомический тип* — сердечная мышечная ткань.

— *Мезенхимный (висцеральный) тип* — гладкая мышечная ткань, которая происходит из мезенхимальных клеток.

— *Миоэпителиальный тип* — миоэпителиальные клетки протоков желез, которые являются производными эктодермы.

— *Мионейральный тип* — мионейральные клетки (гладкие мышцы, суживающие и расширяющие зрачок), происходящие из элементов нервной трубки (табл. 3).

Таблица 3

Морфологическая и гистогенетическая классификации мышечных тканей

Мышечные ткани				
Гладкие			Поперечнополосатые	
Мионейрального типа	Миоэпителиального типа	Мезенхимного типа	Целомического типа	Соматического типа
Мышца суживающая и мышца, расширяющая зрачок	Сократимые элементы желез эпителия эпидермального типа (потовые, млечные, слюнные)	Мускулатура внутренних органов: большей части пищеварительного тракта; кровеносных сосудов, урогенитального тракта, воздухоносных путей, ресничная (цилиарная) мышца глаза	Мускулатура миокарда сердца	Мускулатура тела, начального отдела пищеварительного тракта, глазодвигательные мышцы

Скелетная (соматическая) мышечная ткань

Ведущая функциональная единица скелетной ткани — *мышечное волокно*, состоящее из миосимпласта, миосателлитоцитов

и базальной мембраны, которой покрыта плазмолемма. Для мышечного волокна характерна поперечная исчерченность, ядра смещены на периферию. Между мышечными волокнами — прослойки РСТ (эндомизий).

Миосимпласт является многоядерным образованием, состоящим из трех компонентов: ядра, цитоплазмы (*саркоплазмы*) и плазмолеммы (*сарколеммы*). Миофибриллы являются специализированными органеллами, распределены по всему объему цитоплазмы, смещают к мембране все органеллы общего назначения.

Миосателлитоциты — это малодифференцированные клетки, способствующие репаративной регенерации мышечной ткани. Представляют собой уплощенные одноядерные клетки, лежащие в углублениях сарколеммы миосимпластов. Присутствуют все органоиды, в том числе и необходимые для деления клетки (клеточный центр).

Саркомер — это структурная единица миофибриллы (рис. 41). Каждая миофибрилла имеет поперечные темные и светлые диски (анизотропные *A-диски* и изотропные *I-диски*). Миофибриллы окружены продольно расположенными петлями агранулярной эндоплазматической сети (*саркоплазматического ретикулума*). Соседние саркомеры имеют общую пограничную структуру — *Z-линию* (или *телофрагму*). Она построена в виде сети из белковых фибриллярных молекул (в основном из *альфа-актинина*). С этой сетью связаны концы тонких актиновых филаментов. От соседних *Z-линий* актиновые филаменты направляются к центру саркомера, но не доходят до его середины. Филаменты актина объединены с *Z-линией* и нитями миозина фибриллярными нерастяжимыми молекулами *небулина*. Посередине темного диска саркомера располагается сеть, построенная из *миомезина*. Она образует в сечении *M-линию*, или *мезофрагму*. В узлах этой *M-линии* закреплены концы толстых миозиновых филаментов. Другие их концы направляются в сторону *Z-линий* и располагаются между филаментами актина, но до самих *Z-линий* тоже не доходят. Вместе с тем эти концы фиксированы по отношению к *Z-линиям* растяжимыми гигантскими белковыми молекулами *титина*.

Молекулы миозина имеют длинный хвост, и на его конце — две головки. Альфа-актининовые сети *Z-линий* соседних миофибрилл

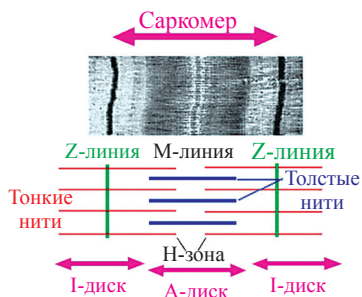


Рис. 41. Микроскопическое строение саркомера⁸

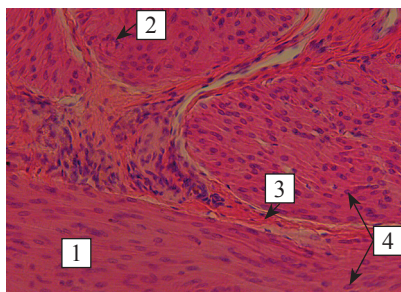
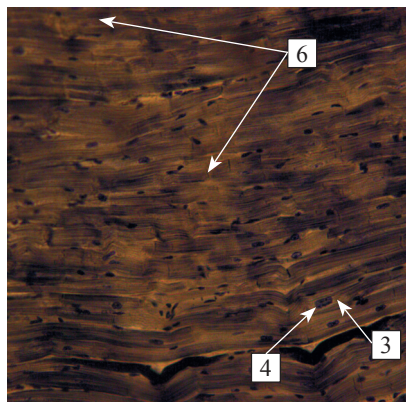
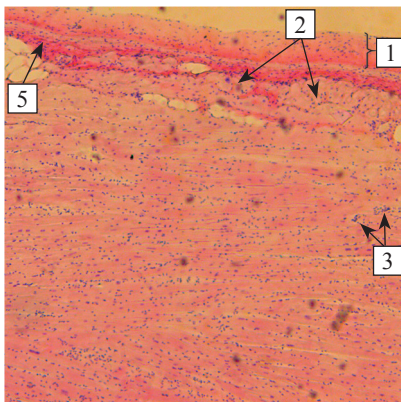


Рис. 43. Строение гладкой мышечной ткани (объектив $\times 40$)



а



б

Рис. 42. Строение сердечной мышечной ткани (объектив $\times 40$):

а — сердечная мышечная ткань; *б* — волокна Пуркинье

⁸ Гистология, цитология и эмбриология : Строение, функции и развитие клеток, тканей и органов человека // Цитология [интернет-портал]. URL: <http://cytohistology.ru/tkani/myshechnye-tkani/> (дата обращения: 22.05.2016).

связаны друг с другом промежуточными филаментами. Они подходят к внутренней поверхности плазмолеммы и закрепляются в кортикальном слое цитоплазмы, так что саркомеры всех миофибрилл располагаются на одном уровне. Это обуславливает визуальную поперечную исчерченность всего волокна.

П р е п а р а т 1. Поперечнополосатая мышечная ткань языка
(рис. 44)

З а д а н и е. Зарисовать и обозначить: (1) поперечный срез пучка мышечных волокон; (2) продольный срез пучка мышечных волокон; (3) ядра, расположенные по периферии мышечных волокон; (4) сарколемму; (5) саркоплазму; (6) исчерченность мышечного волокна (темные полосы — А-диски, светлые — I-диски); (7) эндомизий (тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани между мышечными волокнами); (8) перимизий (более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани).

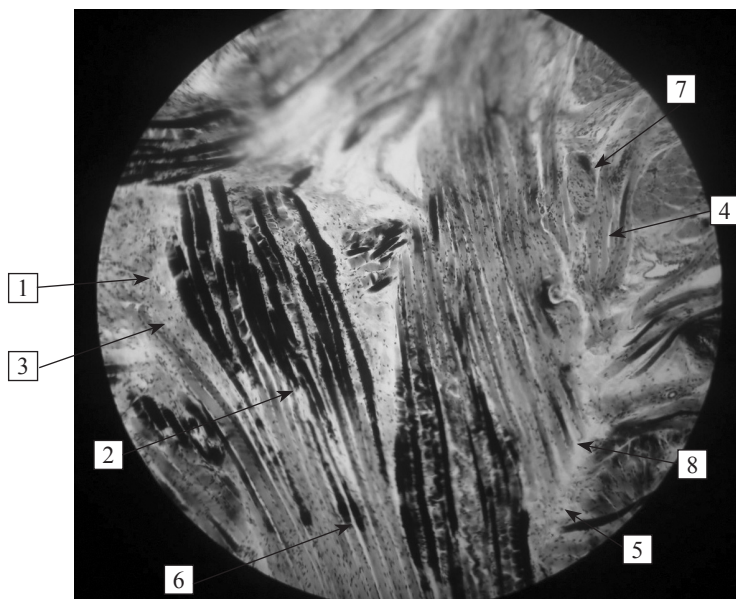


Рис. 44. Поперечнополосатая мышечная ткань языка (объектив $\times 10$)

Сердечная (целомическая) мышечная ткань

В ходе гистогенеза возникает *пять видов кардиомиоцитов*:

- рабочие (сократительные);
- синусные (пейсмекерные);
- переходные;
- проводящие;
- секреторные.

Пейсмекерные, переходные и проводящие объединяют в *атипичные кардиомиоциты*.

Типичные (рабочие, сократительные) кардиомиоциты — клетки цилиндрической формы, длиной до 100–150 мкм и диаметром 10–20 мкм. Кардиомиоциты образуют основную часть миокарда, соединены друг с другом в цепочки основаниями цилиндров. Эти зоны называют *вставочными дисками*, в которых выделяют десмосомальные контакты и нексусы (щелевидные контакты). Десмосомы механически соединяют кардиомиоциты в функциональное волокно. Щелевидные контакты обеспечивают переход сокращения между кардиомиоцитами.

Для рабочих кардиомиоцитов характерны такие же функциональные аппараты, как в мышечном волокне скелетного типа: *мембранный, фибриллярный* (сократительный), *трофический*, а также *энергетический*.

Трофический аппарат состоит из ядра, саркоплазмы и органоидов — грЭПС и комплекса Гольджи, обеспечивающих синтез миофибрилл, лизосом. Кардиомиоциты, как и волокна скелетной мышечной ткани, характеризуются наличием в их саркоплазме железосодержащего кислород-связывающего пигмента миоглобина, придающего им красный цвет и сходного по строению и функции с гемоглобином эритроцитов.

Энергетический аппарат представлен митохондриями и включениями, расщепление которых обеспечивает получение энергии. Митохондрии многочисленны, лежат рядами между фибриллами, у полюсов ядра и под сарколеммой.

Мембранный аппарат. Каждая клетка покрыта оболочкой, состоящей из комплекса плазмолеммы и базальной мембраны. Оболочка образует впячивания (*T-трубочки*). К каждой *T-трубочке*

примыкает одна цистерна (в отличие от мышечного волокна — там две цистерны) *саркоплазматического ретикулула* (видоизмененная аЭПС), образуя диადу: одна L-трубочка (цистерна аЭПС) и одна T-трубочка (впячивание плазмолеммы). В цистернах аЭПС ионы Ca^{2+} накапливаются не так активно, как в мышечных волокнах.

Фибриллярный (сократительный) аппарат представлен миофибриллами, ориентированными продольно и расположенными по периферии клетки.

Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты являются генераторами ритма и способны навязывать его другим сократительным клеткам сердца. Сердце при этом не является полностью автономным органом, а контролируется сигналами от нервных волокон.

Сигнал идет от синусных (пейсмекерных) кардиомиоцитов через *переходные* к проводящим и рабочим кардиомиоцитам.

Проводящие кардиомиоциты образуют цепочечные ряды и располагаются под эндокардом. Первая клетка является приемником сигналов от синусных кардиомиоцитов и передает их через проводящие кардиомиоциты. Замыкающие клетки передают сигнал рабочим кардиомиоцитам.

Секреторные кардиомиоциты находятся в предсердиях (особенно в правом), имеют отростки и слабо развитый аппарат сокращения. В цитоплазме обнаруживаются секреторные гранулы с *натриуретическим фактором*, или *атриопептином*. Гормон усиливает выведение натрия и воды почками, приводит к расширению сосудов, что снижает в них давление. Оказывает угнетающее действие на синтез таких гормонов, как альдостерон, кортизол, вазопрессин.

Препарат 2. Миокард. Сердце лошади (рис. 42)

Задание. Сделать комбинированный рисунок на основе двух препаратов: а) сердечная мышечная ткань (в основном можно увидеть кардиомиоциты с поперечной исчерченностью); б) волокна Пуркинье — видны атипичные кардиомиоциты и перикард. Отметить на рисунке: (1) перикард (образован плотной соединительной тканью); (2) волокна Пуркинье (атипичные кардиомиоциты); (3) сократительные кардиомиоциты с поперечной исчерченностью (образуют миокард); (4) ядро кардиомиоцита,

занимающее центральное положение в клетке; (5) прослойки рыхлой соединительной ткани с кровеносными сосудами; (6) вставочный диск.

Гладкая (мезенхимная) мышечная ткань

Гладкий миоцит — веретеновидная вытянутая клетка с центрально расположенным палочковидным ядром. При сокращении клетки ядро способно сильно менять свою форму.

Структура дефинитивных *гладких миоцитов (лейомиоцитов)*, входящих в состав внутренних органов и стенки сосудов, имеет много общего, но в то же время характеризуется гетероморфией. Так, в стенках вен и артерий обнаруживаются овоидные веретеновидные отростчатые миоциты длиной 10–40 мкм, достигающие иногда до 140 мкм. Наибольшей длины гладкие миоциты достигают в стенке матки — до 500 мкм. Диаметр миоцитов колеблется от 2 до 20 мкм.

Миоциты окружены базальной мембраной. На отдельных участках в ней образуются «окна», поэтому плазмолеммы соседних миоцитов сближаются. Здесь формируются нексусы, и между клетками возникают не только механические, но и метаболические связи.

Препарат 3. Гладкая мышечная ткань мочевого пузыря (рис. 43)

З а д а н и е. Найти мышечные клетки под эпителием и слоем соединительной ткани, зарисовать и отметить: (1) продольный срез пучка миоцитов; (2) поперечный срез пучка миоцитов; (3) рыхлую соединительную ткань; (4) ядро миоцита.

Гладкая (мионейральная) мышечная ткань

Мышечная ткань радужки и цилиарного тела относится к четвертому типу сократимых тканей. Сократительные клетки развиваются из нейрального зачатка во время формирования глазного бокала. В ряду позвоночных мышечные элементы радужки обнаруживают разнообразную дивергентную дифференцировку. Так, мионейральная ткань у рептилий и птиц представлена исчерченными многоядерными волокнами, имеющими большое сходство с мускулатурой скелетного типа. У млекопитающих и человека основной

структурно-функциональной единицей мышц радужки является гладкий одноядерный миоцит, или *миопигментоцит*. Последний имеет пигментированное тело, содержащее одно ядро, вынесенное за пределы веретеновидной сократимой части.

Цитоплазма клеток содержит большое число митохондрий и пигментные гранулы, которые сходны по размерам и форме с гранулами пигментного эпителия. Миофиламенты в миопигментоцитах делятся на тонкие (7 нм) и толстые (1,5 мкм), по размерам и расположению напоминают миофиламенты гладких миоцитов. Каждый миопигментоцит окружен базальной мембраной. Возле цитоплазматических отростков миоцитов обнаруживаются безмиелиновые нервные волокна. Мионейральные миоциты образуют две мышцы — *суживающую* и *расширяющую зрачок*.

Отмечается низкая регенерационная активность гладкой мышечной ткани после повреждения или ее отсутствия.

Гладкая (миоэпителиальная) мышечная ткань

Миоэпителиальные клетки происходят из эктодермы, представляют собой видоизменённые эпителиальные клетки. Они встречаются в концевых отделах желез и имеют общих предшественников с секреторными клетками. Миоэпителиальные клетки лежат на общей базальной мембране с эпителиальными. При регенерации оба типа клеток восстанавливаются из общих стволовых. В основном для клеток характерна звездчатая форма. В концевых отделах желез клетки называют *корзинчатыми*. В клетках присутствует полный набор органоидов, в отростках есть сократительные элементы, осуществляющие те же функции, как и в мышечной ткани мезенхимного типа.

Миофибробласты проявляют свойства фибробластов (синтезируют межклеточное вещество), но при этом у них хорошо развита функция сокращения. Вариантами миофибробластов, по-видимому, являются *миоидные клетки* в составе стенки извитого семенного канальца яичка и соединительнотканного наружного слоя фолликула яичника. При заживлении ран часть фибробластов синтезирует актины и миозины гладкомышечного типа, что способствует стягиванию краев раны.

4. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Лабораторное занятие 12

Общая характеристика и классификация нервной ткани. Строение нервных волокон

Нервная ткань — ткань эктодермального происхождения, она представляет собой систему специализированных структур, образующих основу нервной системы и создающих условия для реализации ее функций, осуществляет связь организма с окружающей средой, восприятие и преобразование раздражителей в нервный импульс и передачу его к эффектору.

Является функционально ведущей тканью нервной системы, входит в состав нервных узлов, спинного и головного мозга. Составляет из *нервных клеток* — *нейронов*, тела которых имеют звездчатую форму, длинные и короткие отростки (нейроны воспринимают раздражение и передают возбуждение к мышцам, коже, другим тканям, органам), и *нейроглии*, которая обеспечивает существование и функционирование нервных клеток, осуществляя опорную, трофическую, разграничительную, секреторную и защитную функции. Нервная ткань обеспечивает взаимодействие тканей, органов и систем организма и их регуляцию.

Основные элементы нервной ткани

Нервная ткань включает в свой состав два типа клеток: *нейроциты* (нейроны) и *глиоциты* (в совокупности — *нейроглия*).

Нейроны, или *нейроциты*, — специализированные клетки нервной системы, ответственные за получение, обработку и передачу сигнала на другие нейроны, мышечные или секреторные клетки. Нейрон является морфологически и функционально самостоятельной единицей, но с помощью своих отростков осуществляет

синаптический контакт с другими нейронами, образуя рефлекторные дуги — звенья цепи, из которой построена нервная система.

Нейроглия — обширная группа элементов нервной ткани, обеспечивающая деятельность нейронов и выполняющая опорную, трофическую, разграничительную, барьерную, секреторную и защитную функции. Содержание глиальных клеток (глиоцитов) в 5–10 раз превышает число нейронов, причём они заполняют около половины его объёма.

Нейроны отличаются большим разнообразием форм и размеров. Состоят из *тела* (или *перикариона*) и отростков: одного *аксона* и различного числа ветвящихся *дендритов*.

Препарат 1. Спинной мозг. Нейрофибриллы в нервных клетках спинного мозга собаки (рис. 45)

Задание. Зарисовать срез спинного мозга и обозначить: (1) спинномозговой канал; (2) тело, отростки и ядро нейрона; (3) серое вещество, состоящее из тел нейронов и дендритов; (4) белое вещество, состоящее из аксонов, окруженных миелиновой оболочкой; (5) осевой цилиндр миелинового волокна (окруженный толстым миелиновым слоем).

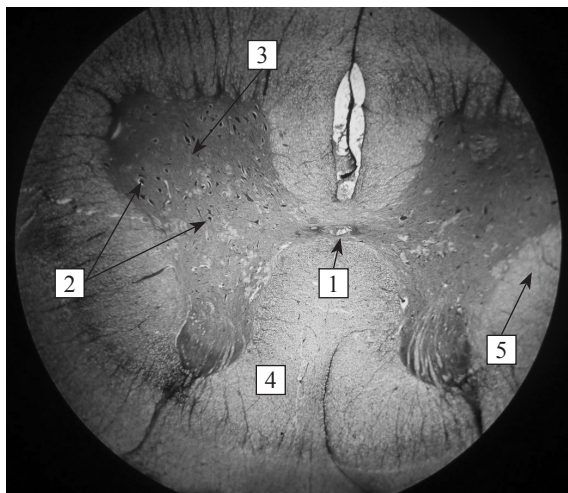


Рис. 45. Срез спинного мозга собаки (объектив $\times 10$)

Подавляющее большинство нейронов человека содержит одно округлое светлое ядро, расположенное в центре клетки. Двухядерные и тем более многоядерные нейроны встречаются крайне редко.

Плазмолемма нейрона является возбудимой мембраной, то есть обладает способностью генерировать и проводить импульс. Ее интегральными белками являются белки, функционирующие как ионно-избирательные каналы, и рецепторные белки, вызывающие реакции нейронов на специфические стимулы.

П р е п а р а т 2. Тигроид в нервных клетках спинного мозга (рис. 46)

З а д а н и е. Зарисовать и обозначить на рисунке: (1) спинномозговой канал, выстланный эпэндимоидами; (2) хроматофильную субстанцию (или тигроид, тельца Ниссля); (3) тело нейрона; (4) аксон; (5) дендриты.

При окрашивании нервной ткани анилиновыми красителями в цитоплазме нейронов выявляется *хроматофильная субстанция* в виде базофильных глыбок и зерен различных размеров и форм (другие названия хроматофильной субстанции — *тигроид*, *тельца Ниссля*) (рис. 46). Базофильные глыбки локализуются в перикарионах и дендритах нейронов, но никогда не обнаруживаются в аксонах и их конусовидных основаниях — *аксональных холмиках*. Базофилия глыбок объясняется высоким содержанием рибонуклеопротеидов. Каждая глыбка хроматофильной субстанции состоит из цистерн гранулярной эндоплазматической сети, свободных рибосом и полисом. Для поддержания целостности нейронов и выполнения ими функций нейронам требуется огромное количество белков. Для аксонов, не имеющих органелл белкового синтеза, характерен постоянный ток цитоплазмы от перикариона к терминалям со скоростью 1–3 мм в сутки.

Из элементов цитоскелета в цитоплазме нейронов присутствуют *нейрофиламенты* и *нейротубулы*. Пучки нейрофиламентов на препаратах, импрегнированных серебром, видны в виде нитей — *нейрофибрилл*. Нейрофибриллы образуют сеть в теле нейрона, а в отростках расположены параллельно. Нейротубулы и нейрофиламенты

участвуют в поддержании формы клеток, увеличении отростков и аксональном транспорте.

Дендриты представляют собой истинные выпячивания тела клетки. Они содержат те же органеллы, что и тело клетки, — глыбки хроматофильной субстанции (то есть гранулярной эндоплазматической сети и полисом), митохондрии, большое количество нейротубул (или микротрубочек) и нейрофиламентов. За счет дендритов рецепторная поверхность нейрона увеличивается в 1000 и более раз.

Аксон — это отросток, по которому импульс передается от тела клетки. Он содержит митохондрии, нейротубулы и нейрофиламенты, а также гладкую эндоплазматическую сеть.

Рассмотрим *морфологическую классификацию нейронов* по количеству полюсов отхождения отростков:

Униполярные нейроны широко распространены у беспозвоночных животных. Большинство морфологов считают, что нейроны этого типа у высших позвоночных и человека не встречаются. Некоторые морфологи относят к данному типу нейронов *амакриновые клетки сетчатки глаза* и рассматривают их как единственный вид униполярных нейронов у человека.

Биполярные нейроны имеют аксон и один дендрит (*биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев*). Их разновидностью является псевдоуниполярный нейрон, от тела которого отходит один общий вырост — отросток, разделяющийся затем на дендрит и аксон. Псевдоуниполярные нейроны присутствуют в спинальных и краниальных ганглиях.

Мультиполярные нейроны — подавляющее большинство нейронов. Они имеют один аксон и много дендритов. Их формы чрезвычайно разнообразны. Аксон и его коллатерали оканчиваются, разветвляясь на несколько веточек, называемых *телодендронами*, последние заканчиваются терминальными утолщениями.

Биохимическая классификация нейронов по медиаторам синапсов:

- холинергические;
- адренергические;
- серотонинергические;

- пуринергические;
- ГАМК-ергические;
- дофамин(пептид-)ергические.

Функциональная классификация нейронов:

- афферентные (рецепторные, чувствительные) – воспринимают импульс;
- эфферентные (двигательные, моторные, эффекторные) – передают импульс на ткани рабочих органов, побуждая их к действию;
- ассоциативные (вставочные, кондукторные) — осуществляют связь между нейронами (чувствительными и эффекторными); находятся, как правило, в пределах ЦНС (головного и спинного мозга).

Нейроглия

Клетки глии центральной нервной системы делятся на *макроглию* и *микроглию*.

Макроглия центральной нервной системы

Эпендимоциты выстилают желудочки головного мозга и центральный канал спинного мозга. Эти клетки имеют цилиндрическую форму. Они образуют слой типа эпителия, носящий название эпендимы. Между соседними клетками эпендимы имеются щелевидные соединения и пояски сцепления, но плотные соединения отсутствуют, так что цереброспинальная жидкость может проникать между эпендимоцитами в нервную ткань. Большинство эпендимоцитов имеют подвижные реснички, вызывающие ток цереброспинальной жидкости. Эпендимный эпителий сосудистых сплетений желудочков продуцирует *цереброспинальную жидкость* (ликвор).

Астроциты — клетки отростчатой формы, бедные органеллами. Они выполняют в основном опорную и трофическую функции. Различают два типа астроцитов — *протоплазматические* и *волокнистые*. Протоплазматические астроциты локализуются в сером веществе центральной нервной системы, а волокнистые — преимущественно в белом веществе. Протоплазматические астроциты характеризуются короткими сильно ветвящимися отростками и светлым сферическим ядром. Отростки астроцитов тянутся к базальным

мембранам капилляров, к телам и дендритам нейронов, окружая синапсы и отделяя (изолируя) их друг от друга, а также к мягкой мозговой оболочке, образуя глиальную мембрану, граничащую с субарахноидальным пространством. Подходя к капиллярам, их отростки образуют расширенные «ножки», полностью окружающие сосуд (формирование *гематоэнцефалического барьера*). Астроциты накапливают и передают вещества от капилляров к нейронам, захватывают избыток экстрацеллюлярного калия и других веществ, таких как нейромедиаторы, из экстрацеллюлярного пространства после интенсивной нейрональной активности.

Олигодендроциты имеют более мелкие по сравнению с астроцитами и более интенсивно окрашивающиеся ядра. Их отростки немногочисленны. Олигодендроглиоциты присутствуют как в сером, так и в белом веществе. В сером веществе они локализуются вблизи перикарионов. В белом веществе их отростки способствуют образованию *миелиновых нервных волокон*, причем, в противоположность аналогичным клеткам периферической нервной системы — нейролеммоцитам, один олигодендроглиоцит может участвовать в миелинизации сразу нескольких аксонов (миелинизация нервных волокон происходит при помощи отростков клетки).

Макроглия периферической нервной системы

Леммоциты (шванновские клетки), или *нейролеммоциты Шванна*, формируют миелиновые и безмиелиновые оболочки отростков нейронов в периферической нервной системе при помощи тела клетки.

Мантйные глиоциты (сателлиты) охватывают тела нейронов в спинальных, черепномозговых и вегетативных ганглиях. Участвуют в обмене веществ этих нейронов, обеспечивают барьерную функцию, захватывают нейромедиаторы.

Микроглия представляет собой фагоцитирующие клетки, относящиеся к системе фагоцитирующих мононуклеаров (СФМ) и происходящие из стволовой кроветворной клетки (возможно, из премоноцитов красного костного мозга). Функция микроглии — защита от инфекций и повреждений, удаление продуктов разрушения нервной ткани. Клетки микроглии характеризуются небольшими размерами, телами продолговатой формы. Их короткие отростки

имеют на своей поверхности вторичные и третичные ответвления, что придает клеткам «колючий» вид. Описанная морфология характерна для типичной (ветвистой, или покоящейся) микроглии полностью сформированной центральной нервной системы. Она обладает слабой фагоцитарной активностью. Ветвистая микроглия встречается как в сером, так и в белом веществе центральной нервной системы.

Нервные волокна

Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе автономной, или вегетативной, нервной системы. Нейролеммоциты оболочек безмиелиновых нервных волокон, располагаясь плотно, образуют тяжи. В нервных волокнах внутренних органов, как правило, в таком тяже имеется не один, а несколько *осевых цилиндров* (отростки нервных клеток в нервном волокне), принадлежащих различным нейронам. Такие волокна, содержащие несколько осевых цилиндров, называются *волокнами кабельного типа*. По мере погружения осевых цилиндров в тяж нейролеммоцитов оболочки последних прогибаются, плотно охватывают осевые цилиндры и, смыкаясь над ними, образуют глубокие складки, на дне которых и располагаются отдельные осевые цилиндры. Сближенные в области складки участки оболочки нейролеммоцита образуют *сдвоенную мембрану* — *мезаксон*, на которой как бы подвешен осевой цилиндр.

Препарат 3. Безмякотные (безмиелиновые) нервные волокна (рис. 47)

З а д а н и е. Зарисовать и обозначить на рисунке: (1) безмиелиновые нервные волокна; (2) ядра олигодендроцитов.

Миелиновые нервные волокна

Встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Они значительно толще безмиелиновых нервных волокон. Они также состоят из осевого цилиндра, «одетого» оболочкой из нейролеммоцитов Шванна, но диаметр осевых цилиндров этого типа волокон значительно толще, а оболочка сложнее. Миелиновый

слой оболочки такого волокна содержит значительное количество липидов, поэтому при обработке осмиевой кислотой он окрашивается в темно-коричневый цвет. В миелиновом слое периодически встречаются узкие светлые линии — *насечки миелина*, или *насечки Шмидта — Лантермана*.

Через определенные интервалы (1–2 мм) видны участки волокна, лишенные миелинового слоя, — это так называемые *узловатые перехваты*, или *перехваты Ранвье*. В процессе миелинизации аксон погружается в желобок на поверхности нейролеммоцита. Края желобка смыкаются. При этом образуется двойная складка плазмолеммы нейролеммоцита — мезаксон. Мезаксон удлиняется, концентрически наслаивается (как бы накручивается) на осевой цилиндр и образует вокруг него плотную слоистую зону — миелиновый слой. Отсутствие миелинового слоя в области узловых перехватов объясняется тем, что в этом участке волокна кончается один нейролеммоцит и начинается другой. Осевой цилиндр в этом месте частично прикрыт интердигитирующими отростками нейролеммоцитов. Оболочка аксона (*аксолема*) обладает в области перехвата значительной электронной плотностью.

Препарат 4. Мякотные (миелиновые) нервные волокна
(рис. 48)

Задача. Изучить и зарисовать строение миелинового нервного волокна. На рисунке отметить: (1) осевой цилиндр; (2) узловой перехват Ранвье; (3) миелиновый слой; (4) неврилемму (мембрану глиальной клетки).

Препарат 5. Нервные волокна в поперечном разрезе
(рис. 49)

Задача. Зарисовать и обозначить на рисунке: (1) миелиновые волокна; (2) безмиелиновые волокна; (3) эндоневрий (РСТ); (4) периневрий (ПНСТ); (5) эпиневрй (ПНСТ).

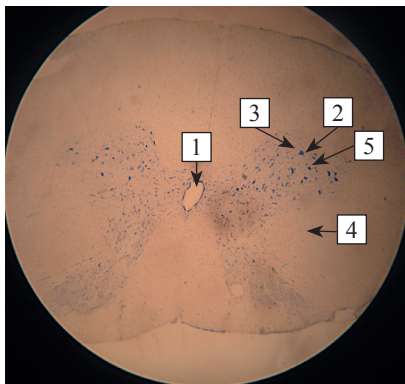


Рис. 46. Тигроид в нервных клетках спинного мозга (объектив $\times 40$)

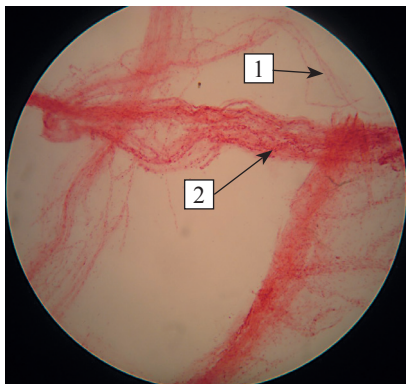


Рис. 47. Безмякотные (безмиелиновые) нервные волокна селезеночного нерва быка (объектив $\times 40$)

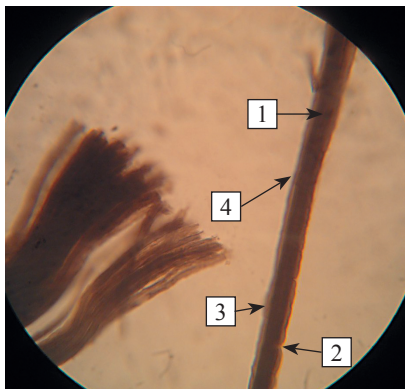


Рис. 48. Мякотные (миелиновые) нервные волокна седалищного нерва лягушки (объектив $\times 40$)

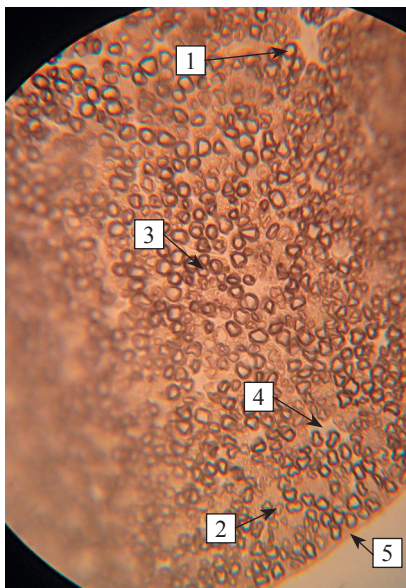


Рис. 49. Нервные волокна в поперечном разрезе (объектив $\times 40$)

Нервные окончания

Нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами — нервными окончаниями. Различают три группы нервных окончаний:

— *межнейрональные синапсы*, осуществляющие связь нейронов между собой;

— *эффекторные окончания (эффекторы)*, передающие нервный импульс на ткани рабочего органа (на мышечные или железистые клетки);

— *рецепторные (или аффекторные, или же чувствительные) окончания*.

ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЭКЗАМЕНУ/ЗАЧЕТУ

1. Классификация тканей.
2. Общая характеристика эпителиальных тканей (характерные особенности, функции).
3. Морфофункциональная классификация эпителиальных тканей.
4. Гистогенетическая классификация (по Н. Г. Хлопину).
5. Однослойные эпителии: строение, распространение и функциональное значение.
6. Многослойные эпителии: строение, распространение и функциональное значение.
7. Железистый эпителий: типы секреции.
8. Основные принципы строения и классификация желез (экзокринных и эндокринных).
9. Структурная (морфологическая) классификация экзокринных желез (по форме и ветвлению секреторного отдела).
10. Регенерация эпителия.
11. Общая характеристика соединительных тканей (характерные особенности, функции).
12. Классификация соединительных тканей.
13. Общая характеристика крови и классификация элементов крови.
14. Стволовая кроветворная клетка крови (СКК) как основа кроветворения (концепции, свойства, особенности).
15. Лимфопоз.
16. Костномозговое (миелоидное) кроветворение.
17. Волокнистые соединительные ткани: рыхлая соединительная ткань (особенности морфологии, локализация, функции, состав).
18. Волокнистые соединительные ткани: плотная соединительная ткань (особенности морфологии, локализация, функции, состав).
19. Соединительные ткани со специальными свойствами.
20. Строение и классификация хрящевых тканей. Химический состав основного вещества.
21. Регенерация хряща.

22. Строение и классификация костных тканей.
23. Прямой остеогенез (развитие костной ткани из мезенхимы).
24. Непрямой остеогенез (развитие костной ткани на месте хряща).
25. Перестройка кости. Факторы, влияющие на рост костей и их структуру.
26. Регенерация костной ткани.
27. Общая характеристика мышечных тканей (характерные особенности, функции).
28. Морфологическая и гистогенетическая классификации мышечных тканей.
29. Поперечно-полосатая мышечная ткань скелетного типа (строение, локализация, функции, особенности).
30. Поперечно-полосатая мышечная ткань сердечного типа (строение, локализация, функции, особенности).
31. Поперечно-полосатые мышцы: микроскопическое и ультрамикроскопическое строение.
32. Гладкая мышечная ткань (строение, локализация, функции, особенности).
33. Механизм сокращения поперечно-полосатой мышечной ткани.
34. Регенерация гладкой мышечной ткани.
35. Регенерация поперечно-полосатой мышечной ткани (скелетной и сердечной).
36. Характеристика нервной ткани (строение, основные элементы, функции).
37. Морфологические и функциональные особенности нейроцитов (нейронов).
38. Морфологическая классификация нейронов по количеству полюсов отхождения отростков.
39. Биохимическая классификация нейронов по медиаторам синапсов. Функциональная классификация нейронов.
40. Нейроглия (глиоциты). Строение и функциональное значение
41. Макроглия центральной нервной системы.
42. Макроглия периферической нервной системы. Микроглия.
43. Миелиновые и безмиелиновые нервные волокна: строение и функциональные особенности.
44. Регенерация элементов нервной ткани.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев Ю. И. Гистология, эмбриология, цитология : учебник / Ю. И. Афанасьев и др. ; под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. 6-е изд., перераб. и доп. М. : Медицина, 2012. 800 с.

Быков В. Л. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас : учеб. пособие / В. Л. Быков, С. И. Юшканцева. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2013. 296 с.

Быков В. Л. Цитология и общая гистология : Функциональная морфология клеток и тканей человека / В. Л. Быков. СПб. : Сотис, 2007. 520 с.

Васильев Ю. Г. Цитология. Гистология. Эмбриология : учебник / Ю. Г. Васильев, Е. И. Трошин, В. В. Яглов. СПб. : Лань, 2009. 576 с.

Гистология, эмбриология, цитология : учебник для вузов / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. 3-е изд. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2012. 480 с.

Дизрегуляционная патология системы крови / под ред. Е. Д. Гольдберга, Г. Н. Крыжановского. М. : Мед. информ. аг-во, 2009. 432 с.

Заварзин А. А. Сравнительная гистология : учебник / А. А. Заварзин ; ред. О. Г. Строева. СПб. : Изд-во СПбУ, 2000. 520 с.

Капитонова М. Ю. Общая и частная гистология / Ю. М. Капитонова, Р. П. Самусев. М. : Мир и образование, 2010. 338 с.

Мяделец О. Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии / О. Д. Мяделец. М. : Мед. книга, 2002. 367 с.

Шуმიкина Г. В. Общая гистология : учеб.-метод. пособие / Г. В. Шу-микина, Ю. Г. Васильев, А. А. Соловьев. Ижевск, 2002. 68 с.

Учебное издание

Мищенко Владимир Алексеевич
Петрова Ирина Михайловна
Медведева Светлана Юрьевна

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие

Заведующий редакцией	<i>М. А. Овечкина</i>
Редактор	<i>Е. В. Березина</i>
Корректор	<i>Е. В. Березина</i>
Оригинал-макет	<i>Л. А. Хухаревой</i>

План выпуска 2017 г. Подписано в печать 15.11.2017. Формат 60 × 84¹/₁₆.

Бумага офсетная. Цифровая печать. Усл. печ. л. 4,9.

Уч.-изд. л. 4,0. Тираж 50 экз. Заказ 245

Издательство Уральского университета
Редакционно-издательский отдел ИПЦ УрФУ
620083, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4
Тел.: +7 (343) 389-94-79, 350-43-28
E-mail: rio.marina.ovechkina@mail.ru

Отпечатано в Издательско-полиграфическом центре УрФУ
620083, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4
Тел.: +7 (343) 358-93-06, 350-58-20, 350-90-13
Факс: +7 (343) 358-93-06
<http://print.urfu.ru>

